Zarys struktury i fizjologii drzew leśnych

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Zarys struktury i fizjologii drzew leśnych

Jan Kopcewicz
Adriana Szmidt-Jaworska
Krystyna Kannenberg

Wydawnictwo Wyższej Szkoły Zarządzania Środowiskiem
w Tucholi

Wydawnictwo Naukowe Uniwersytetu Mikołaja Kopernika
w Toruniu

2012

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Recenzent
Marian Saniewski

Opracowanie graficzne i projekt okładki
Nikodem Pręgowski

Opracowanie redakcyjne
Iwona Wakarecy

Wydano przy współpracy z Uniwersytetem Mikołaja Kopernika w Toruniu

© Copyright by Wydawnictwo Wyższej Szkoły Zarządzania Środowiskiem w Tucholi
Tuchola 2012

ISBN 978-83-924457-8-4
ISBN 978-83-231-2919-6

WYDAWNICTWO WYŻSZEJ SZKOŁY
ZARZĄDZANIA ŚRODOWISKIEM W TUCHOLI
Redakcja: ul. Pocztowa 13, 89-500 Tuchola
tel. +48 52 559 20 22, fax. +48 52 559 19 87
e-mail: wydawnictwo@tuchola.pl

WYDAWNICTWO NAUKOWE
UNIWERSYTETU MIKOŁAJA KOPERNIKA
Redakcja: ul. Gagarina 5, 87-100 Toruń
tel. +48 56 611 42 95, fax +48 56 611 47 05
e-mail: wydawnictwo@umk.pl

Dystrybucja: ul. Reja 25, 87-100 Toruń
tel./fax +48 56 611 42 38, e-mail: books@umk.pl
www.wydawnictwoumk.pl

Druk: Abedik sp. z o.o., Bydgoszcz

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Spis treści

Przedmowa 9

Część pierwsza | *Struktura drzew* 11

Wstęp 13

Rozdział 1 | *Cytologia i histologia* 17

1.1. Komórka roślinna 17
1.1.1. Ściana komórkowa (matriks zewnątrzkomórkowa) ... 18
1.1.2. Protoplast 22
1.1.3. Jądro komórkowe 37
1.1.4. Podziały i wzrost komórki 41
1.2. Tkanki roślinne 44
1.2.1. Tkanki merystematyczne 45
1.2.2. Tkanki stałe 51

Rozdział 2 | *Morfologia i anatomia drzew* 65

2.1. Korzeń 65
2.1.1. Morfologia korzeni 65
2.1.2 Budowa anatomiczna korzenia 71
2.2. Pień 76
2.2.1. Morfologia pnia 76
2.2.2. Budowa anatomiczna pnia 79

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

2.3. Korona 92
2.3.1. Pąki i pędy 93
2.3.2. Liście 99
2.3.3. Kwiat 111
2.3.4. Owoce i nasiona 117

Rozdział 3 | *Rozmnażanie drzew* 121

3.1. Rozmnażanie bezpłciowe 121
3.2. Rozmnażanie płciowe 122
3.3. Cykle rozwojowe 131

Część druga | *Fizjologia drzew* 133

Rozdział 4 | *Podstawy procesów życiowych* 135

4.1. Podstawy molekularne i metaboliczne 135
4.2. Regulatory wzrostu i rozwoju roślin 153
4.3. Regulacja procesów fizjologicznych przez czynniki środowiskowe 168
4.4. Przekazywanie informacji 180
4.5. Rytmy biologiczne roślin 184

Rozdział 5 | *Wzrost i rozwój* 189

5.1. Mechanizmy wzrostu i rozwoju 190
5.2. Kiełkowanie nasion i rozwój wegetatywny drzew 200
5.2.1. Kiełkowanie nasion 200
5.2.2. Rozwój wegetatywny 202
5.2.3. Rozmnażanie wegetatywne 215
5.3. Rozwój generatywny drzew 217
5.3.1. Mechanizmy kwitnienia 220
5.3.2. Rozwój organów generatywnych 234
5.3.3. Rozmnażanie generatywne 243

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

5.4. Zjawiska spoczynku 245
5.5. Starzenie się drzew 248
5.6. Ruchy roślin 254

Rozdział 6 | *Metabolizm drzew* 261

6.1. Gospodarka wodna 261
6.1.1. Woda w komórce roślinnej 263
6.1.2. Woda w organizmie roślinnym 270
6.1.3. Gospodarka wodna drzew leśnych 280
6.2. Gospodarka mineralna 295
6.2.1. Pierwiastki niezbędne dla roślin 295
6.2.2. Pierwiastki mineralne w glebie 297
6.2.3. Pobieranie składników mineralnych do apoplastu korzenia 298
6.2.4. Pobieranie jonów do symplastu 299
6.2.5. Transport składników mineralnych w roślinie 304
6.2.6. Rola i znaczenie pierwiastków mineralnych 307
6.2.7. Odżywianie mineralne drzew leśnych 310
6.3. Fotosynteza 319
6.3.1. Ogólna charakterystyka fotosyntezy 319
6.3.2. Faza świetlna fotosyntezy 325
6.3.3. Faza ciemna fotosyntezy 332
6.3.4. Transport produktów fotosyntezy 341
6.3.5. Fotosynteza u drzew leśnych 344
6.3.6. Znaczenie fotosyntezy 352
6.3.7. Obieg węgla w przyrodzie 352
6.4. Oddychanie 354
6.4.1. Ogólna charakterystyka oddychania roślin 354
6.4.2. Przebieg oddychania tlenowego 357
6.4.3. Inne procesy dysymilacyjne 362
6.4.4. Energetyka oddychania 368
6.4.5. Oddychanie drzew leśnych 369
6.4.6. Znaczenie procesów oddechowych 375

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Rozdział 7 | *Ekofizjologia zbiorowisk leśnych* 377

7.1. Podstawy ekologiczne 377
7.2. Wpływ środowiska na życie roślin drzewiastych 382

Rozdział 8 | *Fizjologia stresu* 399

8.1. Odporność roślin na stresy 400
8.2. Stresy abiotyczne 406
8.3. Stresy biotyczne 414

Rozdział 9 | *Współzależność struktury, funkcji i pokroju drzew* 419

9.1. Współzależność struktury i funkcji 419
9.2. Mechanizmy kształtowania się pokroju drzew 421
9.3. Przyrodnicze znaczenie lasów 425

Literatura 427
Spis tabel i rysunków.....429
Spis nazw gatunków roślin drzewiastych 439

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Przedmowa

Ze względu na swe rozmiary i długość okresu życia drzewa stanowią szczególną grupę roślin we florze naszego globu. Są przedmiotem zainteresowania zarówno jako element krajobrazu, jak i obiekt badań dendrologa i leśnika oraz źródło surowca dla gospodarki leśnej. Wielofunkcyjne leśnictwo musi się opierać na solidnych podstawach naukowych. Niezbędne są zatem wiadomości z anatomii, morfologii i fizjologii roślin drzewiastych. Wszystkie zagadnienia racjonalnej gospodarki leśnej mają u podłoża znajomość budowy i funkcjonowania drzew.

Nasza książka zawiera podstawową wiedzę z anatomii, morfologii i fizjologii drzew. Podręcznik skierowany jest głównie do studentów leśnictwa, biologii, biotechnologii i ochrony środowiska. Mamy nadzieję, że zainteresuje też wykładowców i uczniów szkół średnich (gimnazja, licea, technika) oraz osoby, zwłaszcza ze służby leśnej, które ukończyły kiedyś studia i pragną zaktualizować swą wiedzę.

Autorzy

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Część pierwsza | *Struktura drzew*

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Wstęp

Zróżnicowanie morfologiczne roślin jest związane z przystosowaniem do warunków środowiskowych i z podziałem funkcji pomiędzy poszczególne organy. Stąd też wśród roślin osiowych wyróżnić można rośliny zielne oraz drzewiaste. Spośród roślin zielnych najszybciej kończą swój cykl życia rośliny jednoroczne, u których procesy od kiełkowania do wydania nasion odbywają się w ciągu kilku miesięcy. W przypadku roślin dwuletnich i bylin pod koniec sezonu wegetacyjnego część nadziemna zamiera, a roślina zimuje pod postacią organów przetrwalnych (bulwy, cebule, kłącza, korzenie) ukrytych pod powierzchnią ziemi. Z kolei rośliny drzewiaste są zdolne do wielokrotnego powtarzania cykli swojego rozwoju rocznego. Dzięki odpowiednim przystosowaniom morfologicznym, anatomicznym i biochemicznym dostosowują one funkcje życiowe do zmiennych warunków środowiska.

Na podstawie różnic w budowie morfologicznej, rozmiarach i długości życia wyróżniono pięć charakterystycznych form drzewiastych: drzewa, krzewy, krzewinki, podkrzewy (półkrzewy) i pnącza (rys. 1). Pomiędzy tymi formami nie ma ostrej granicy, gdyż istnieją formy pośrednie, których powstanie uwarunkowane jest czynnikami środowiskowymi, np. warunkami glebowymi i klimatycznymi.

Drzewa to rośliny osiągające największe rozmiary (do 120 m – sekwoja wiecznie zielona, 60 m – jodła, 50 m – świerk, 32 m – dąb), których część nadziemna jest zróżnicowana na pień, czyli wznoszącą się ku górze oś główną oraz koronę powstającą na skutek rozgałęziania się pnia. W większości przypadków drzewo ma jeden pień, lecz niekiedy dochodzi do tworzenia ich większej liczby, co jest następstwem uszkodzenia merystemu wierzchołkowego pędu. Wiek rodzimych drzew iglastych dochodzi do 300 lat. Wśród drzew liściastych zaś najdłużej żyją dęby – do 500. Znane są jednak rośliny, których długość życia

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

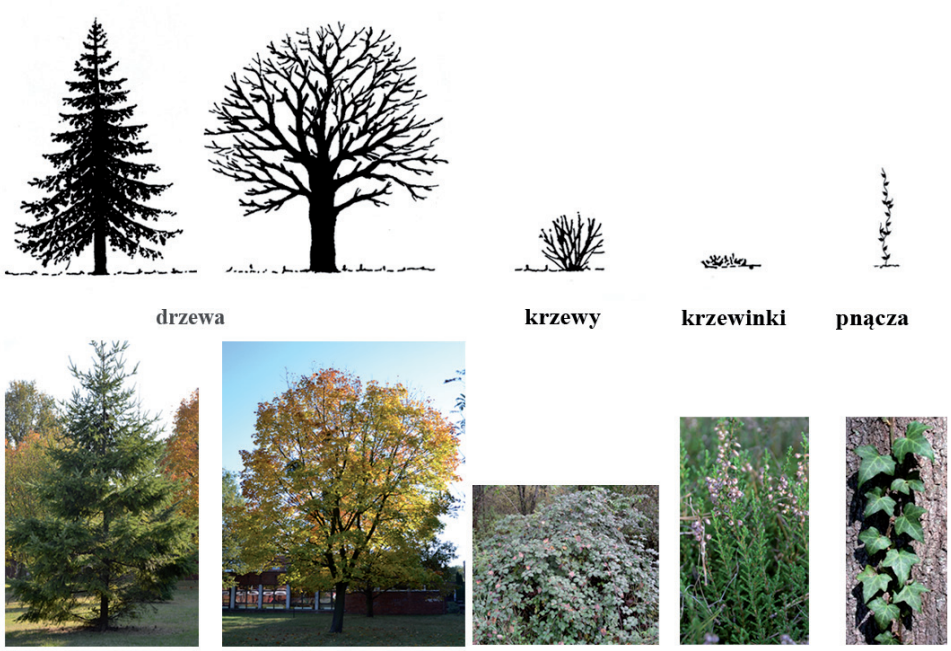
dochodzi do 2000 lat, jak w przypadku sekwoi wiecznie zielonej, czy 4000 lat – sosny ościstej.

Krzewy nie osiągają tak dużych rozmiarów jak drzewa (do 5 m) i nie ma u nich wyraźnego podziału na pień i koronę. Są one z kolei silnie rozgałęzione na skutek wytwarzania z szyi korzeniowej lub korzeni nowych pędów bocznych, z których żaden nie uzyskuje dominacji, np. śnieguliczka biała, trzmielina europejska.

Krzewinki są to bardzo niskie krzewy (od 20 do 50 cm), które przybierają formę płożącą, np. wrzos, wrzosiec.

Podkrzewy stanowią formy przejściowe pomiędzy roślinami zielnymi a krzewami. Dolna część ich pędu jest zdrewniała, podczas gdy nowe, górne odrosty nie drewnieją i pod koniec sezonu wegetacyjnego obumierają, np. janowiec.

Pnącza mogą osiągać znaczne rozmiary, lecz do osiągnięcia pełnej wysokości wymagają podpór. Ich łodygi pozostają cienkie, a pomimo tego, że



Rys. 1. Typowe formy pokrojowe roślin drzewiastych (wg Tomanek i Witkowska-Żuk, 2008, zmodyfikowane)

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

są zdrewniałe, cechuje je znaczna elastyczność. Pnącza różnią się sposobem mocowania do podpory, za którą mogą odpowiadać pędy przekształcone w wąsy czepne, jak u winorośli, lub korzenie przybyszowe, np. u bluszczu pospolitego, jak również cały pęd, który okręcając się dookoła podpory, daje możliwość stabilnego przymocowania, np. wiciokrzew pomorski.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

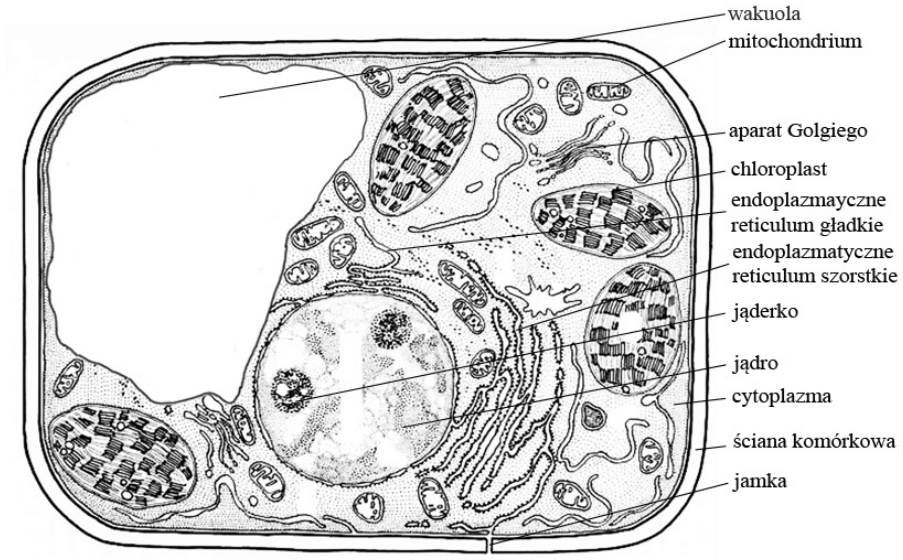
Rozdział 1 | *Cytologia i histologia*

1.1. Komórka roślinna

Komórka stanowi najmniejszą jednostkę biologiczną zdolną do samodzielnego przejawiania wszystkich cech życiowych.

Komórka eukariotyczna, w przeciwieństwie do prokariotycznej i zgodnie ze swoją nazwą (gr. *eu* – prawdziwy, *karyon* – jądro), zawiera jądro. Wykazuje ona wysoki stopień organizacji wewnętrznej, na co składa się silny rozwój błon, które tworzą różnorodne, zamknięte przedziały (**kompartymenty**) wyposażone w specyficzne układy enzymatyczne. Dzięki tej kompartymentacji, różne specyficzne dla danego przedziału procesy mogą przebiegać, nie przeszkadzając sobie nawzajem.

W typowej komórce roślinnej można wyróżnić następujące główne elementy składowe: ścianę komórkową i protoplast (rys. 2). W skład protoplastu wchodzi cytoplazma ze strukturami cytoplazmatycznymi, organelle otoczone podwójną błoną (jądro, plastydy i mitochondria), organelle otoczone pojedyn-



Rys. 2. Schemat komórki roślinnej

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

czą błoną (peroksysomy, sferosomy, glioksysomy) oraz wakuola(e). Istnienie i układ tych elementów warunkuje obecność dwóch obszarów, które funkcjonując niezależnie i odpowiadając za inne procesy, są jednak od siebie uzależnione. Pierwszy z nich, zwany **apoplastem**, obejmuje ściany komórkowe i przestwory międzykomórkowe, a obszar drugi zwany **symplastem**, stanowią cytoplazmy poszczególnych komórek połączone ze sobą plazmodesmami.

Komórki roślinne mają różnorodne kształty i różną budowę zależnie od pełnionych funkcji. Ich różnicowanie na poziomie tkankowym i organowym jest jednak inne niż w komórkach zwierzęcych. U roślin istnieje tzw. **organogeneza poembrionalna**. Zarodek roślinny nie zawiera organów, które występują w dojrzałej roślinie, proces organogenezy trwa przez całe życie, a żywe komórki są trwale połączone z sąsiadującymi komórkami dzięki plazmodesmom. Proces specjalizacji może prowadzić nawet do śmierci komórki, co się zdarza podczas tworzenia elementów przewodzących (członów naczyń) oraz wzmacniających (włókien sklerenchymatycznych). Pomimo wysokiego stopnia specjalizacji większość komórek roślinnych zachowuje zdolność do odróżnicowania, np. przy tworzeniu kambium międzywiązkowego, kalusa czy perydermy. Można więc stwierdzić, że komórki roślinne są **totipotentne**, tzn. zachowują swoje zdolności rozwojowe, niezależnie od stopnia zróżnicowania.

1.1.1. Ściana komórkowa (matriks zewnątrzkomórkowa)

Ściana komórkowa jest tworem najbardziej peryferycznym, położonym na zewnątrz błony komórkowej. Poza nielicznymi wyjątkami wszystkie komórki roślinne otoczone są ścianą komórkową. Jest to struktura bardzo złożona, która pełni ważne funkcje związane ze wzrostem, rozwojem i ochroną rośliny, a część z tych funkcji zachowana jest także po śmierci protoplastu. Jest ona drogą szybkiego transportu apoplastycznego związków drobnocząsteczkowych i magazynem jonów wapnia (Ca^{2+}) oraz miejscem powstawania cząsteczek sygnałowych (H_2O_2, peptydów sygnałowych, sacharydów). W wyniku procesu hydrolizy niektórych oligosacharydów pojawiają się związki, które są postrzegane jako elicytory uruchamiające mechanizmy obronne. Ostatecznie ściany są także miejscem przechowywania zapasowych substancji pokarmowych.

W strukturze ściany komórkowej wyróżnić można dwie fazy: mikrofibrylarną (szkieletową) i podłoże (matriks). Składniki matriks są syntetyzowane

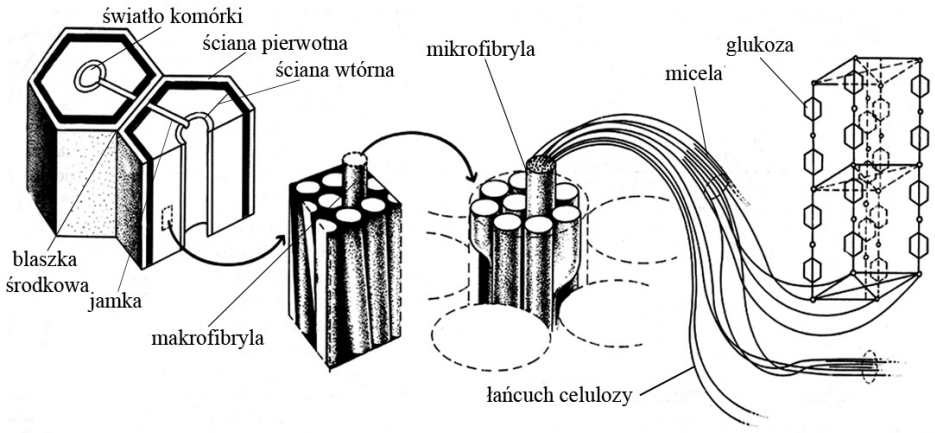
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

w aparacie Golgiego i w pęcherzykach przenoszone na zewnątrz protoplastu. Z kolei enzymy zaangażowane w syntezę szkieletu są integralną częścią plazmalemmy, a polimeryzacja cząsteczek glukozy zachodzi na zewnątrz protoplastu.

Już w trakcie postępującego podziału komórki dochodzi do powstania ściany komórkowej. Pod koniec kariokinezy (późna anafaza) w środkowym obszarze komórki pojawiają się liczne drobne pęcherzyki pochodzące z Aparatu Golgiego. W wyniku ich połączenia powstaje **przegroda pierwotna**, która ulega przekształceniu w **blaszkę środkową**, będącą elementem rozdzielającym dwa protoplasty komórek potomnych. Blaszka środkowa składa się głównie z pektyn (polimery kwasu galakturonowego), a łączenie poszczególnych łańcuchów pektynianów zachodzi w obecności kationów dwuwartościowych. Pęcherzyki, które nie uległy połączeniu, stanowią zaczątek plazmodesm pierwotnych pozwalających zachować łączność między sąsiednimi komórkami.

Na blaszce środkowej odkładane są elementy składowe warstw budujących ścianę pierwotną, a następnie ścianę wtórną (rys. 3).

Skład chemiczny **ściany pierwotnej** to celuloza (około 20% suchej masy) oraz substancja podstawowa (matriks), w której skład wchodzą pektyny i hemicelulozy (mieszanina nierozpuszczalnych w wodzie homo- i heteropolisacharydów: ksylany, mannany, galaktany) oraz białka bogate w nietypowe aminokwasy, np. hydroksyprolinę. Białka występujące w ścianie komórkowej uczestniczą



Rys. 3. Struktura ścian komórkowych

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

w rozbudowie jej struktury (np. hemicelulazy, pektyno-metyloestrazy) bądź regulują jej rozciągliwość (ekspansyna).

Celuloza, wielocukier o bardzo długim, nierozgałęzionym łańcuchu, utworzonym przez wiele (od tysiąca do kilku tysięcy) reszt β-glukozy, jest najważniejszym składnikiem strukturalnym ściany. Połączone łańcuchy celulozy tworzą mikrofibryle, które z kolei tworzą skupiska włókien zwane fibrylami celulozowymi (rys. 3). Łańcuchy celulozy w pewnych obszarach przyjmują bardzo regularny układ – przestrzenną siatkę molekularną, podobnie jak w kryształach. Takie krystaliczne obszary ściany komórkowej nazwano **micelami**. W ścianie pierwotnej mikrofibryle układają się, co prawda, równolegle do powierzchni ściany, lecz przebiegają i splatają się w płaszczyźnie ściany w różnych kierunkach, tworząc nieregularną sieć, tzw. **układ rozproszony**. Pomiędzy te elementy może wnikać duża ilość wody, a silne uwodnienie warunkuje plastyczność i rozciągliwość ścian.

Wzrost ściany pierwotnej polega na wnikaniu nowych elementów pomiędzy już istniejące, w wyniku czego dochodzi do ich rozsunięcia. Proces ten nosi nazwę **intususcepcji**.

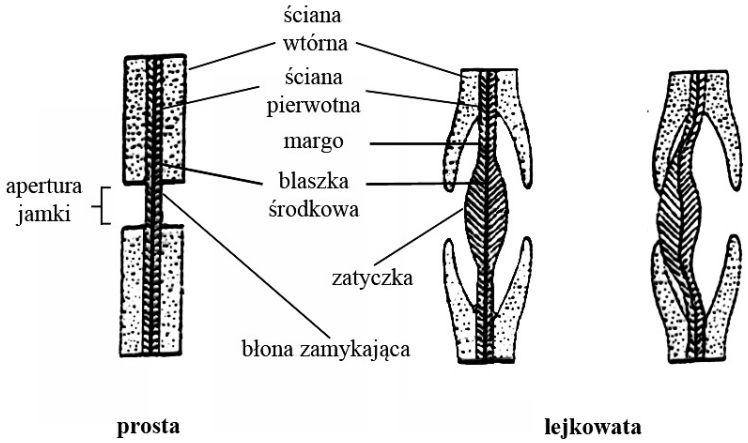
Według definicji funkcjonalnej mianem **ścian wtórnych** określa się ściany odkładane przez komórki, które zakończyły wzrost elongacyjny. Są one tworzone tylko przez niektóre komórki. Ściany te są grubsze, a ich skład chemiczny jest specyficzny tkankowo i gatunkowo. Zawartość celulozy w ścianie wtórnej wynosi od 60 do 90%, a układ mikrofibrylli jest bardzo regularny. W kolejnych etapach formowania ściany wtórnej elementy odkładane są w formie zgrubień ściany w postaci listew, które przybierają formę pierścieni, spirali i siatki, aby ostatecznie pokryć całą powierzchnię ściany. Jedynymi obszarami niezajętymi przez ścianę wtórną są **jamki** (rys. 4), czyli miejsca, w których poszczególne komórki kontaktują się ze sobą za pomocą plazmodesm.

Ściana komórkowa wtórna wzrasta dośrodkowo na zasadzie nakładania nowych elementów na już istniejące pokłady, a proces ten nosi nazwę **apozycji**.

Ze względu na sposób powiększania się ścian wyróżnia się dwa typy wzrostu: **dyfuzyjny** (rozproszony), gdy równomiernie rozrastają się wszystkie lub niektóre ściany komórki, oraz **szczytowy** (wierzchołkowy), gdy powiększa się niewielki fragment ściany komórkowej.

W rosnących komórkach grubość ścian jest utrzymywana na stałym poziomie, co jest możliwe dzięki znacznej rozciągliwości. Rozciągliwość jest

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 4. Jamki w ścianie komórkowej

uwarunkowana zarówno składem chemicznym ściany, jak i jej strukturą. Utrzymywanie normalnej rozciągliwości ścian bez wprowadzenia nowych elementów prowadziłoby do zmniejszenia ich grubości. W przypadku zmniejszonej rozciągliwości i utrzymania tempa syntezy dochodziłoby do powstania ścian o znacznej grubości.

Ściany komórkowe przez całe życie komórki mogą pozostać celulozowe, lecz w większości przypadków ulegają modyfikacjom, prowadzącym do specjalizacji komórek. Ściany mogą ulegać **inkrustacji**, która polega na wnikaniu różnych substancji chemicznych do przestrzeni między fibrylami. Materiałem inkrustującym mogą być lignina (drzewnik), barwniki, garbniki i związki mineralne, takie jak węglan wapnia i krzemionka. Z kolei proces **adkrustacji** polega na odkładaniu się substancji zarówno na powierzchni kolejnych warstw ściany, jak i zewnętrznych partiach ścian komórek powierzchniowych. Do związków adkrustujących należą substancje o charakterze tłuszczowym: suberyna, kutyna i woski.

Ściany komórkowe ulegają najczęściej **drewnieniu**. Drewnienie polega na odkładaniu drzewnika, czyli ligniny, w ścianach komórkowych. Pod względem chemicznym lignina jest polimerem, której cząsteczkami podstawowymi są pochodne fenylopropanu (np. alkohol p-kumarylowy). Lignifikacja jest procesem zachodzącym w żywej komórce i rozpoczyna się w okresie kształtowania się ściany. Ściany zdrewniałe stają się coraz grubsze, mniej rozciągliwe oraz

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

trudniej przepuszczalne dla wody i składników mineralnych. Wskutek tego komórki mające ściany silnie zdrewniałe zamierają.

Innym rodzajem zmian, w następstwie których dochodzi do śmierci komórki, jest **korkowacenie**. Polega ono na odkładaniu się na ścianach suberyny, substancji o charakterze tłuszczowym, której pojawienie gwarantuje nieprzepuszczalność dla wody i powietrza. Ponieważ odkładana na ścianie pierwotnej suberyna tworzy jedynie cienką warstwę, grubość ścian komórkowych pozostaje niezmieniona. Na pokładzie suberynowym odkładana jest z kolei warstwa zawierająca celulozę, która ulega drewnieniu.

Ściany komórkowe w miarę wzrostu mogą również ulegać tzw. **kutynizacji**. Proces ten polega na wzbogaceniu powierzchni ścian epidermy organów nadziemnych substancją tłuszczową – kutyną. Wytwarzana przez protoplast kutyna jest wydzielana na powierzchnię ściany w postaci prokutyny, gdzie dochodzi do jej zestalenia pod wpływem tlenu atmosferycznego. Wraz z prokutyną mogą być wydzielane woski kutykularne.

1.1.2. Protoplast

W skład protoplastu wchodzi błona komórkowa (plazmolema) oraz cytoplazma, organelle i wakuola(e).

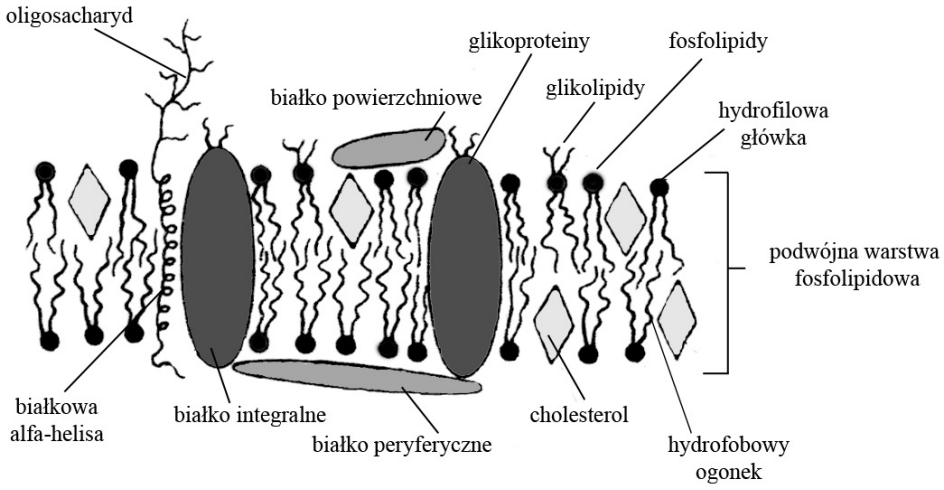
Błony komórkowe

Zewnętrzna błona komórkowa oddziela zawartość protoplastu od środowiska zewnętrznego. Jej właściwości powodują, że komórka jako całość jest układem półotwartym, zdolnym do wymiany informacji, energii i materii ze środowiskiem.

Roślinna błona komórkowa (synonimy: plazmolema, plazmalemma) zbudowana jest z lipidów oraz białek. Jej szkielet stanowi dwuwarstwa lipidowa, którą tworzą głównie fosfolipidy. Lipidy błonowe mają grupy hydrofilowe (glicerol) skierowane na zewnątrz oraz grupy hydrofobowe (wielonienasycone kwasy tłuszczowe), skierowane do środka (rys. 5). Taki układ powoduje, że obszary hydrofobowe błony są trudne do sforsowania przez mające ładunek (polarne) substancje hydrofilowe. Bariera ta może być przekroczona dzięki białkom błonowym, które umożliwiają selektywny transport jonów i substancji przez błony. Pośród tych białek, ze względu na ich lokalizację, można wyróżnić: białka

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

powierzchniowe (peryferyczne), przyłączone do brzegu warstwy lipidowej lub zakotwiczone w niej podstawnikami lipidowymi; białka integralne (transbłonowe), zanurzone w jednej lub obu warstwach lipidowych, które mogą służyć jako „kanały" ułatwiające przenikanie jonów i substancji rozpuszczonych w wodzie. Niektóre formy transportu (bierny ułatwiony i czynny) wykorzystują specjalne nośniki, czyli białka o zmieniającej się konformacji. Transport aktywny wymaga nakładu ATP, natomiast transport bierny (pasywny) odbywa się wzdłuż gradientu elektrochemicznego. Biorąc pod uwagę pełnioną funkcję, wyróżnić można białka: zaangażowane w przenoszenie sygnałów (białka transportowe, receptorowe), biorące udział w tworzeniu kontinuum ściana komórkowa–plazmalemma–elementy cytoszkieletu (białka kotwiczące) oraz biorące udział w syntezie lub degradacji składników komórkowych (białka enzymatyczne).



Rys. 5. Struktura błony biologicznej

W odróżnieniu od komórek prokariotycznych u eukariontów poza plazmolemą występuje szeroko rozwinięty system wewnętrznych błon biologicznych. Błonami otoczone są organelle, wakuola i struktury cytoplazmatyczne. Jednostkami funkcjonalnymi są niejednokrotnie same błony otaczające szczególne miejsca i tworzące określone przedziały (kompartymenty) w cytoplazmie.

Istniejący stan wiedzy wprowadza nowe dane do obowiązującego „modelu płynnej mozaiki". Przyjmuje się, że płynność poszczególnych składników

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

błon ulega ograniczeniom. Wynika to z polimorfizmu lipidów, które poza strukturą dwuwarstwy mogą występować także w formach złożonych, np. miceli. Podstawowymi cechami błon biologicznych, które rzutują na płynność tej struktury, jest ich asymetria i podlegająca ciągłej zmianie budowa domenowa. Płynność błon zależy od wielu czynników, m.in. od składu białkowo-lipidowego, stopnia upakowania i uporządkowania elementów, ciśnienia osmotycznego, temperatury i składu jonowego otoczenia.

Wykazano, że poszczególne błony cechuje pewne zróżnicowanie. Różnice te dotyczą głównie składu i stopnia płynności warstwy lipidowej oraz ilości i jakości związanych z błonami białek. Przykładowo w przeciwieństwie do plazmolemy, gdzie szkielet tworzą fosfolipidy, w błonach plastydów występują głównie glikozyloglicerydy. Niekiedy błony są wzbogacone w sterole, co czyni takie obszary, zwane tratwami, sztywniejszymi wobec bardziej płynnych regionów fosfolipidowych. Błony biologiczne są więc strukturami dynamicznymi, w obrębie których można wyróżnić mikrodomeny o charakterystycznej budowie i specyfikacji w pełnionych funkcjach.

Cytoplazma i struktury cytoplazmatyczne

Cytoplazma komórki roślinnej ma złożoną strukturę i wyróżnić w niej można cytoplazmę podstawową oraz struktury cytoplazmatyczne.

Cytoplazma podstawowa (synonim: cytosol, matriks cytoplazmatyczna) stanowi środowisko dla innych składników wewnętrznych komórki. Cytoplazma jest półpłynną, bezbarwną i mniej lub bardziej galaretowatą masą. Cytoplazma komórek roślinnych zawiera około 75–85% wody, 10–20% białek, 2–3% lipidów, 1–2% cukrowców i 1% substancji mineralnych. Substancje drobnocząsteczkowe (sole mineralne, cukry i inne) znajdują się w postaci roztworu rzeczywistego, substancje wielkocząsteczkowe zaś (białka, kwasy nukleinowe) tworzą roztwór koloidalny. W zależności od stopnia zróżnicowania cytoplazma zajmuje od 10 do 50% objętości całej komórki. Jest to związane przede wszystkim ze stopniem rozwoju i organizacji tzw. wakuoli centralnej. Komórki młode wypełnione są prawie całkowicie cytoplazmą, w komórkach starszych cytoplazma skupiona jest przeważnie blisko ścian komórki, ponieważ jej część centralną zajmuje wakuola.

W skład wspomnianej koloidalnej fazy białkowej wchodzą różne polipeptydy, w tym także białka cytoszkieletu. **Cytoszkielet** jest dynamiczną, trójwy-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

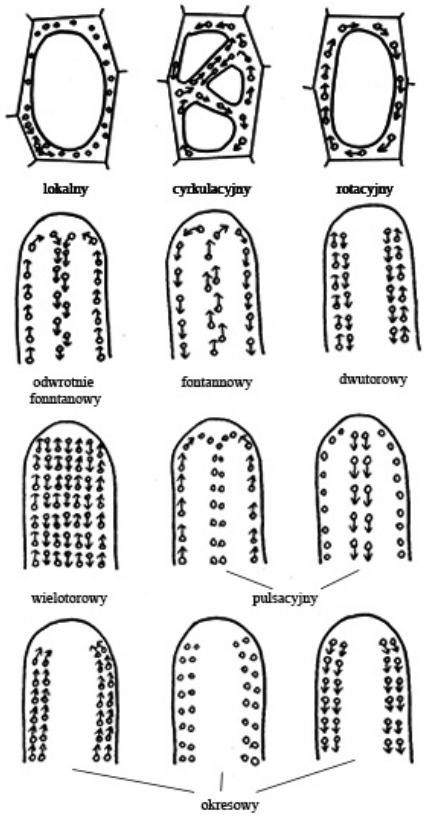
miarową siecią włókienek białkowych, przenikającą całą komórkę. Elementy budujące ten układ są zaangażowane w podziały komórkowe (tworzenie wrzeciona kariokinetycznego i cytokinetycznego), ruchy organelli, przenoszenie sygnałów, biosyntezę ścian komórkowych, wzrost dyfuzyjny (rozproszony) i szczytowy komórki oraz determinację polarności komórek. Główne składniki cytoszkieletu to mikrotubule i mikrofilamenty. **Mikrotubule** zbudowane są z dwóch rodzajów białek globularnych α- i β-tubuliny, które tworzą heterodimer tubulinowy. Heterodimery łączą się następnie ze sobą, konsekwencją czego jest powstanie podstawowej jednostki mikrotubul – protofilamentu. Pojedynczą mikrotubulę buduje najczęściej 13 protofilamentów. Trzeci rodzaj, γ-tubulina, pełni funkcję „organizatora" jej polimeryzacji. Główne funkcje mikrotubul w komórce, która nie podlega podziałowi, to regulacja kierunku powiększania się komórki. W przebiegu mitozy mikrotubule wraz z mikrofilamentami odpowiedzialne są za tworzenie wrzeciona kariokinetycznego i wrzeciona cytokinetycznego (fragmoplastu).

Mikrofilamenty to spolimeryzowane włókna aktyny F. Ponieważ podjednostki mikrofilamentów łatwo ulegają reorganizacji (składaniu i rozkładaniu), formy monomeryczne i spolimeryzowane znajdują się w komórce w stanie równowagi dynamicznej. Mikrofilamenty uczestniczą w ruchach cytoplazmy i organelli, a także w zmianach kształtu i podziale komórki.

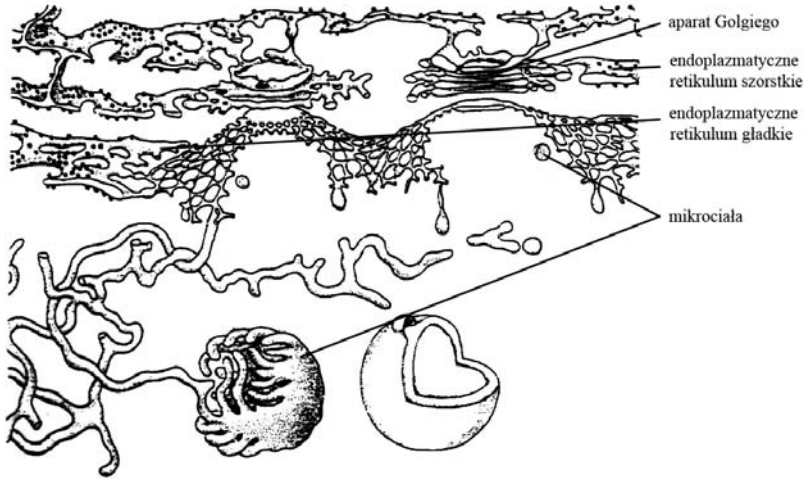
Cytoplazma znajduje się w ustawicznym ruchu, a szybkość tego ruchu jest zależna od warunków zewnętrznych, przede wszystkim od temperatury. Mogą to być ruchy chaotyczne i nieciągłe lub regularne prądy unoszące ze sobą zawarte w cytozolu organelle i inkluzje. Przykłady takich prądów to rotacja cytoplazmy wzdłuż ścian komórkowych dokoła centralnej wakuoli lub jego cyrkulacja w pasmach pomiędzy wakuolami (rys. 6). Ruch ten ułatwia rozprowadzenie składników pokarmowych w komórce, dopływ niezbędnych gazów oraz usuwanie składników niepotrzebnych lub szkodliwych. Ruchy te są związane także z funkcjami mikrofilamentów i mikrotubul oraz zróżnicowaniem stanu koloidowego cytoplazmy i jej przemianami zol ↔ żel.

W cytoplazmie podstawowej oprócz cytoszkieletu znajdują się struktury określane jako **system błon wewnętrznych** (SBW) (rys. 7). System błon wewnętrznych to zespół organelli biorących udział w różnych syntezach i szlakach transportu pęcherzykowego. Główne elementy składowe tego systemu w komórce roślinnej to: retikulum endoplazmatyczne, aparat Golgiego, mikrociała i wakuola.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 6. Ruchy cytoplazmy



Rys. 7. System błon wewnętrznych

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Endoplazmatyczne retikulum (ER)

Endoplazmatyczne retikulum jest organellą roślinnego szlaku sekrecyjnego (wydzielniczego), obecną we wszystkich komórkach eukariotycznych. Jest ono wyspecjalizowane w syntezie białek, lipidów i glikanów. Dochodzi w nim do potranslacyjnych modyfikacji białek (hydroksylacja, glikozylacja, tworzenie mostków dwusiarczkowych) przed ich transportem do aparatu Golgiego. ER jest zaangażowane w regulację lokalnego stężenia jonów wapnia (Ca^{2+}) i reorganizację elementów cytoszkieletu, a dzięki systemowi kanalików i cystern umożliwia transport wewnątrzkomórkowy. Od siateczki odcinane są pęcherzyki, które mogą włączać się w błony innych organelli lub plazmolemę, przez co zawarte w nich substancje mogą być do tych struktur lub na zewnątrz komórki wydalane (wydzielane).

Endoplazmatyczne retikulum to błony uformowane w trójwymiarowy system struktur przecinających cytoplazmę podstawową we wszystkich kierunkach i tworzących siateczkę kanalików rozszerzających się miejscami w większe pęcherzyki zwane cysternami (rys. 7). Jest to dynamiczny, charakteryzujący się dużą plastycznością układ, który może ulegać przemieszczeniu, rozproszeniu i ponownej syntezie. Duża zmienność ER jest zależna przede wszystkim od: typu komórki i stadium jej rozwoju oraz od jej aktualnej aktywności metabolicznej. W większości komórek roślinnych ER znajduje się w pobliżu błony komórkowej jako ER korowe (brzeżne, peryferyczne). Takie jego ułożenie jest wymuszone przez obecność wakuoli centralnej. Ze względu na region występowania wyróżnia się poza tym ER okołojądrowe oraz ER przecinające cytoplazmę. Poszczególne układy ER są ze sobą połączone długimi pasmami rurek. ER komunikują się także z sąsiednimi komórkami za pomocą plazmodesm, tak więc w roślinie istnieje jeden ciągły system tej organelli.

Endoplazmatyczne retikulum może zajmować nawet 10% objętości komórki, a jego błony mogą stanowić około 50% wszystkich błon komórkowych. ER dzieli cytoplazmę na dwa obszary: przestrzeń cysternową – zamkniętą w obrębie błon i przestrzeń zewnętrzną – na zewnątrz błon ER. Obecnie wiadomo, że na terenie ER można wyróżnić wyspecjalizowane domeny, różniące się cechami morfologicznymi, a co ważniejsze zdolnością do syntezy określonych grup związków. Oprócz powszechnie znanych, jak ER gładkie, biorące udział w syntezie lipidów, i ER szorstkie, na powierzchni którego zlokalizowane są

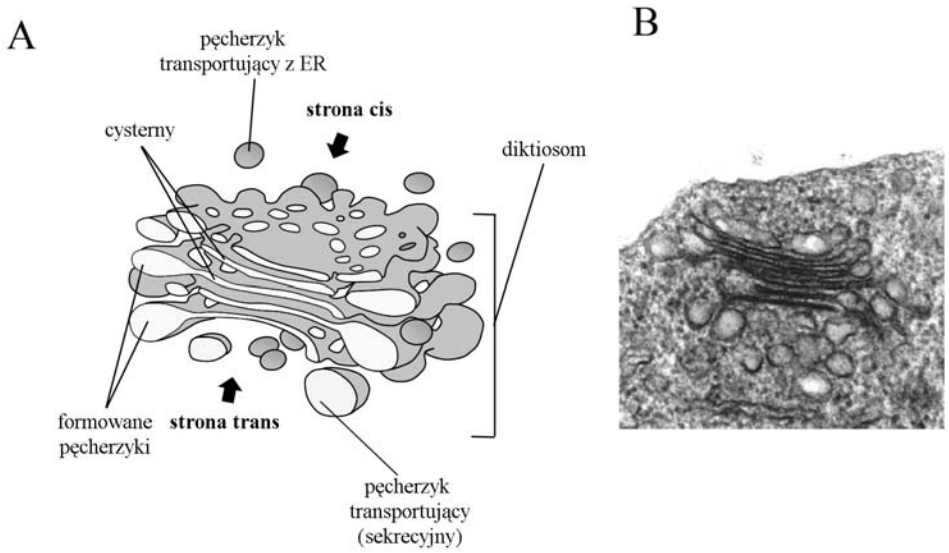
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

rybosomy będące centrum syntezy białek, istnieją także ER tranzytowe, gdzie formują się pęcherzyki transportujące.

Aparat Golgiego

Aparat Golgiego odgrywa kluczową rolę w syntezie złożonych polisacharydów matriks ściany komórkowej, glikolipidów błony komórkowej i wydzielin komórkowych, tj. śluzów. Ponadto bierze udział w sortowaniu białek, ich pakowaniu i transporcie do różnych miejsc docelowych w komórce. Jest to miejsce dalszej „obróbki", modyfikowania struktury białek wytworzonych w ER, polegające głównie na przyłączaniu do nich reszt cukrowcowych i powstania glikoprotein. Inną ważną funkcją AG jest udział w transporcie zewnątrz- i wewnątrzkomórkowym, dzięki zdolności do tworzenia pęcherzyków sekrecyjnych. Pęcherzyki te rozpoznają błony docelowe, a w miejscu przeznaczenia łączą się z nimi i „wylewają" swoją zawartość po stronie zewnętrznej plazmolemy, ewentualnie po stronie wewnętrznej błony otaczającej organellum. Pęcherzyki, wnikając w błonę przejmującą, powiększają jej powierzchnię. Zjawisko to nosi nazwę „przepływu błon".

Strukturą podstawową AG jest **diktiosom** – stos płaskich pęcherzyków (od 4 do 6), w części centralnej lekko wygięty (rys. 8). Na brzegach cystern



Rys. 8. Budowa aparatu Golgiego: (A) schemat budowy, (B) aparat Golgiego z liścia buka

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

tworzą się liczne rozdęcia, które odłączają się w postaci kolistych pęcherzyków. Diktiosom cechuje się biegunowością, która jest widoczna zarówno w budowie, jak i funkcji: część wypukła, zbliżona do siateczki śródplazmatycznej, określona jako strona formowania albo strona *cis*, oraz część wklęsła, określana jako strona dojrzewania albo strona *trans*. Między cysternami wchodzącymi w skład obu biegunów diktiosomu znajdują się zbliżone do mikrotubul elementy międzycysternowe, które utrzymują fizyczną spójność całej struktury aparatu Golgiego.

Diktiosomy mogą być rozmieszczone pojedynczo lub w małych grupach w całej komórce. Liczba oraz wielkość diktiosomów zależą od typu i wielkości komórki, a parametry te wzrastają w pewnych okresach cyklu komórkowego, a także podczas różnicowania się komórek, np. wydzielniczych.

Endoplazmatyczne retikulum i aparat Golgiego są ściśle ze sobą związane i stanowią bardzo dynamiczny układ, który zmienia się w zależności od typu komórki. W komórce roślinnej między ER i AG nie ma struktur pośrednich, stąd pochodzące z ER pęcherzyki łączą się bezpośrednio z cysterną *cis* diktiosomu.

Wakuole

Zespół wakuoli w komórce, zwany wakuomem, stanowi specyficzne środowisko wewnętrzne (pozacytoplazmatyczne) o podstawowym znaczeniu dla utrzymania homeostazy komórki. W pewnych typach komórek zajmuje największy przedział komórki, czasem aż 95% jej objętości. Komórka roślinna może zawierać różne rodzaje wakuol. W komórkach młodych występują wakuole spichrzowe, gromadzące białka zapasowe (ziarna aleuronowe) i wakuole lityczne zawierające enzymy hydrolityczne. W miarę wzrostu komórki dochodzi do zlewania wakuol, czego konsekwencją jest powstanie wakuoli centralnej. W momencie jej powstania przejmuje ona wszystkie funkcje i odpowiada także za stan jędrności komórki (turgoru), wskutek ciśnienia wywieranego na cytoplazmę i ścianę komórkową. Wakuom jest układem dynamicznym, gdyż wakuole zmieniają formę, kształty i skład w czasie podziału, wzrostu i różnicowania komórki. Wbrew wcześniej utartym poglądom, obecnie wiemy, że wakuom nie jest układem zamkniętym. Składniki, które zostały zgromadzone w wakuoli, mogą być, w miarę potrzeb, wymieniane ze składnikami cytoplazmy. Każda wakuola otoczona jest błoną elementarną zwaną **tonoplastem**. Błona ta, podobnie jak plazmolema, ma specyficzne kanały jonowe i wodne,

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

nośniki oraz pompy protonowe (H^+ATPaza), które utrzymują elektrochemiczny gradient w poprzek błony, umożliwiając selektywny transport jonów i związków organicznych do środka i na zewnątrz wakuoli.

Wnętrze wakuoli wypełnia sok wakuolarny, którego głównym składnikiem jest woda. Ponadto zawiera on liczne metabolity będące składnikami roślinnego metabolizmu podstawowego (enzymy hydrolityczne, sacharydy, aminokwasy, liczne jony, przede wszystkim jony wapnia Ca^{2+}) oraz produkty naturalne będące składnikami metabolizmu wtórnego, takie jak związki fenolowe, terpenoidy, flawonoidy oraz alkaloidy. W soku komórkowym spotkać też można ciała stałe – kryształy (np. szczawianu wapnia) w formie druzów i rafidów oraz białka w formie krystalicznej (krystaloidy).

Wakuole są zaangażowane w procesy wzrostu komórki i magazynowanie wody. Dzięki zawartym w nich składnikom pełnią funkcję buforów podczas nagłych zmian pH w cytozolu, co zwiększa tolerancję komórki na zasolenie. Jako jedne z głównych magazynów wapnia biorą udział w regulacji homeostazy tego kationu. Z kolei zawartość związków biologicznie czynnych warunkuje ich udział w obronie przed patogenami i fitofagami. Ponadto w wakuolach litycznych dochodzi do degradacji nieprawidłowo sfałdowanych białek.

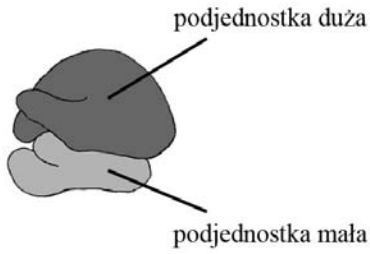
System błon wewnętrznych uczestniczy również w szlaku endocytotycznym, w którym materiał pobrany ze środowiska zewnętrznego jest transportowany do cytozolu, przechodząc przez zestaw przedziałów (endosomów). Endocytoza jest wieloetapowym procesem, na który składa się formowanie pęcherzyków z błony komórkowej, ich transport i połączenie z endosomami. Proces endocytozy odgrywa ważną rolę w recyklizacji składników błon i ścian komórkowych, utrzymywaniu ich spójności oraz w sygnalizacji komórkowej.

Rybosomy

Rybosomy są to drobne struktury cytoplamatyczne zbudowane w około 50–60% z białek, 40–50% różnego rodzaju RNA oraz niedużej ilości lipidów. W komórkach roślinnych, analogicznie do wszystkich komórek eukariotycznych, występują dwa rodzaje rybosomów. Mniejsze, oznaczone jako 70S, podobne do rybosomów organizmów prokariotycznych, zlokalizowane są na terenie mitochondriów i plastydów. Z kolei w cytozolu występują rybosomy oznaczone jako 80S. Schemat budowy tych rybosowów jest podobny, a każdy z nich

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

składa się z dwóch, luźno ze sobą powiązanych podjednostek: w rybosomach 70S są to podjednostki 50S i 30S, a w rybosomach 80S odpowiednio 60S i 40S (rys. 9). Powiązanie obu podjednostek wymaga obecności jonów magnezowych. W pojedynczej komórce może znajdować się od 100 tys. do kilku milionów rybosomów. Występują one w stanie wolnym w cytoplazmie podstawowej, chloroplastach i mitochondriach lub są związane z błonami retikulum endoplazmatycznego i z błoną jądrową.



Rys. 9. Struktura rybosomu

Rybosomy uczestniczą w syntezie białek, występują więc w dużych ilościach w komórkach tkanek twórczych i tworzą na błonach retikulum endoplazmatycznego struktury zwane **polisomami**. Polisomy to skupiska wielu rybosomów, na których rozpościera się informacyjny RNA (mRNA), będący matrycą w syntezie białek.

Syntetyzowane na polisomach białka przechodzą następnie potranslacyjną obróbkę w cysternach retikulum endoplazmatycznego, gdzie mogą być magazynowane bądź transportowane do innych przedziałów komórkowych.

- **Peroksysomy i glioksysomy (mikrociała)**

Wspólną nazwą peroksysomy (mikrociała) określa się drobne (o średnicy od 0,2 do 1,7μm) okrągłe lub owalne organelle, które powstają przez odrywanie się od retikulum endoplazmatycznego. Otoczone są pojedynczą błoną, a w ich jednorodnie ziarnistym matriks mogą występować inkluzje.

Ilość i skład białkowy peroksysomów w komórkach roślinnych jest zróżnicowany i zależy od typu tkanki, komórki i warunków środowiskowych.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Peroksysomy są wyspecjalizowane w przeprowadzaniu reakcji utleniania z wykorzystaniem tlenu cząsteczkowego. Powstaje nadtlenek wodoru (H_2O_2), który zostaje użyty do utleniania różnych substancji, względnie rozłożony przez katalazę. W peroksysomach występują też enzymy utleniające – oksydazy.

Ze względu na pełnioną funkcję wyróżniono kilka rodzajów peroksysomów.

Peroksysomy niewyspecjalizowane, o bliżej niesprecyzowanej funkcji, zawierają enzymy typowe dla tych organelli (oksydazy i katalazę). Taki skład enzymów sugeruje, iż odgrywają one rolę ochronną, oczyszczając komórkę z toksycznych, reaktywnych form tlenu.

Peroksysomy liściowe, w których zachodzą pewne etapy cyklu fotooddechowego.

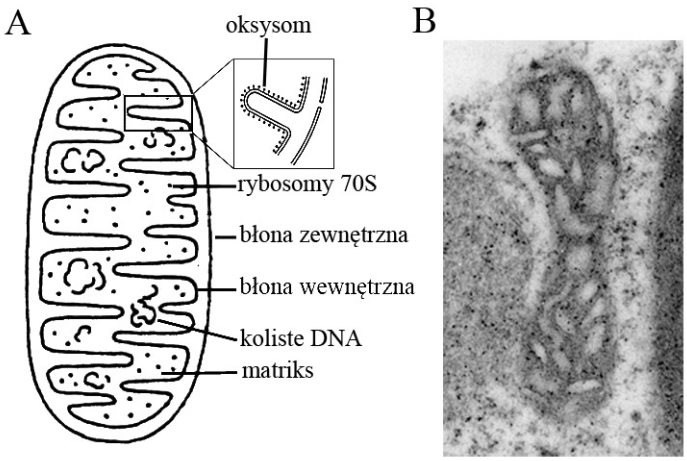
Peroksysomy brodawek korzeniowych, które odgrywają rolę w reakcjach związanych z transportem symbiotycznie przyswojonego azotu, co jest możliwe dzięki występowaniu w nich enzymów niezbędnych do biosyntezy ureidów.

Glioksysomy są natomiast wyspecjalizowanymi peroksysomami, występującymi w komórkach nasion oleistych, w których głównym materiałem zapasowym są lipidy. Zawierają one enzymy cyklu glioksalowego (cykl glioksalanowy) i β-oksydacji kwasów tłuszczowych, za pomocą których dochodzi do konwersji kwasów tłuszczowych do sacharozy.

Mitochondria

Mitochondria są to organelle komórkowe o wysokim stopniu organizacji, wyspecjalizowane w przemianach tlenowych. Ich główną funkcją jest przekształcanie energii zmagazynowanej w materiałach zapasowych w adenozynotrifosforan (ATP). Ponadto odgrywają ważną rolę w ochronie chloroplastów przed fotoinhibicją, współuczestniczą w etapach fotosyntezy u roślin typu C4, a dzięki obecności dwóch dodatkowych oksydoreduktaz oraz alternatywnej oksydazy w łańcuchu oddechowym mają zwiększoną możliwość regulacji procesów oddechowych i reagowania na stresy. Mitochondria mogą przybierać rozmaite kształty, od okrągłych, podłużnych, po nieregularne. Ich średnica wynosi ok. 0,5–1,0 µm, długość zaś dochodzi do 7 µm. Są to organelle otoczone podwójną błoną białkowo-lipidową (rys. 10). Między błonami występuje przestrzeń międzybłonowa (perymitochondrialna). Błona zewnętrzna jest gładka i łatwo

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 10. Budowa mitochondrium: (A) schemat budowy, (B) mitochondrium z liścia buka

przepuszczalna. Transport przez nią zachodzi za pomocą kanałów białkowych zwanych porynami. Błona ta zawiera stosunkowo więcej lipidów niż białek. Błona wewnętrzna jest z kolei silnie pofałdowana, tworząc tzw. grzebienie mitochondrialne, co znacząco zwiększa powierzchnię. Liczba grzebieni jest zależna od aktywności oddechowej komórki i jest tym większa, im intensywniejsze jest oddychanie tlenowe danej komórki. Błona wewnętrzna jest bardzo szczelną i wysoce selektywną barierą dla transportu metabolitów i jonów nieorganicznych. Szczególnie ważną cechą jest niska przepuszczalność dla jonów H^+, co umożliwia powstawanie gradientu elektrochemicznego protonów w poprzek błony. Transport przez błonę wewnętrzną jest możliwy jedynie przez swoiste przenośniki białkowe (permeazy) i kanały. W błonie tej umiejscowione są także białka łańcucha oddechowego, które tworzą cztery układy białek transbłonowych. Jedne z tych białek, syntazy ATP, tworzą kompleksy widoczne w mikroskopie elektronowym jako **oksysomy**. Wnętrze mitochondrium wypełnia **matriks** (macierz mitochondrialna), w skład której wchodzą enzymy zaangażowane w procesy oddechowe, czyli enzymy cyklu kwasów trikarboksylowych (enzymy cyklu Krebsa). Mitochondria są organellami półautonomicznymi, zawierają własny mitochondrialny DNA w formie podwójnej helisy (chondrion) o długości średnio od 200 do 400 kpz oraz mitochondrialny system syntezy białek (rybosomy typu 70S). Jednak informacja genetyczna zawarta w mitochondrialnym DNA pozwala na syntezę ograniczonej ilości białek, a większość białek występujących w mi-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

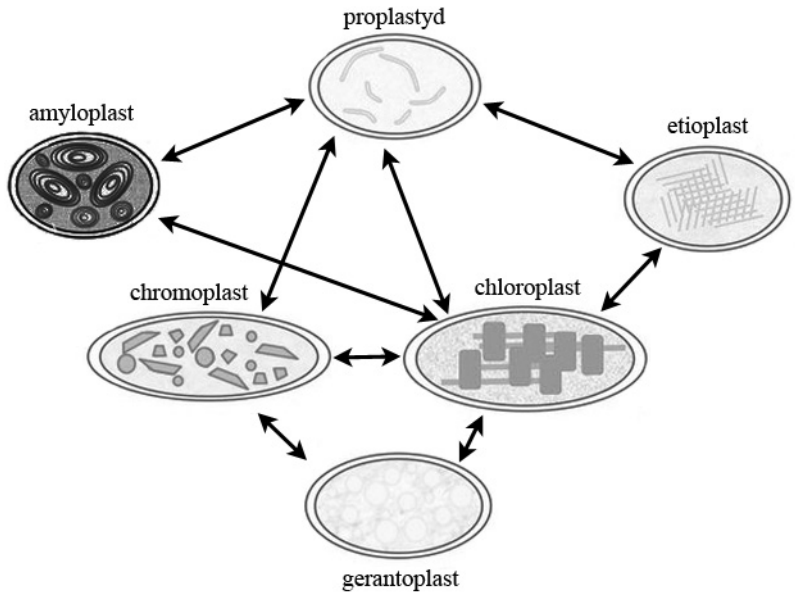
tochondriach pochodzi z cytoplazmy, gdzie powstają na cytoplazmatycznych rybosomach 80S na podstawie informacji pochodzącej z jądra.

W komórce roślinnej mitochondria są bardzo mobilne i w momencie zwiększonego zapotrzebowania na ATP w pewnych obszarach komórki dochodzi do ich kumulacji w tych kompartymentach.

Mitochondria są organellami, które się namnażają w wyniku wydłużania i dzielenia już istniejących struktur, a ich podział zachodzi równocześnie z podziałem komórki.

Plastydy

Jest to grupa organelli występujących wyłącznie w komórkach roślinnych. Odgrywają one kluczową rolę w metabolizmie i rozwoju komórki roślinnej. Wszystkie typy plastydów pochodzą od proplastydów. W dojrzałej roślinie wyróżnia się plastydy fotosyntetyzujące (chloroplasty) i niefotosyntetyzujące (proplastydy, etioplasty, chromoplasty i leukoplasty) (rys. 11). Wszystkie otoczone są podwójną błoną, która ogranicza ich wnętrze zwane **stromą**. W stromie znajduje się plastydowy DNA, rybosomy plastydowe (70S), spłaszczone woreczki (tylakoidy),



Rys. 11. Przemiany plastydów w komórkach roślinnych

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

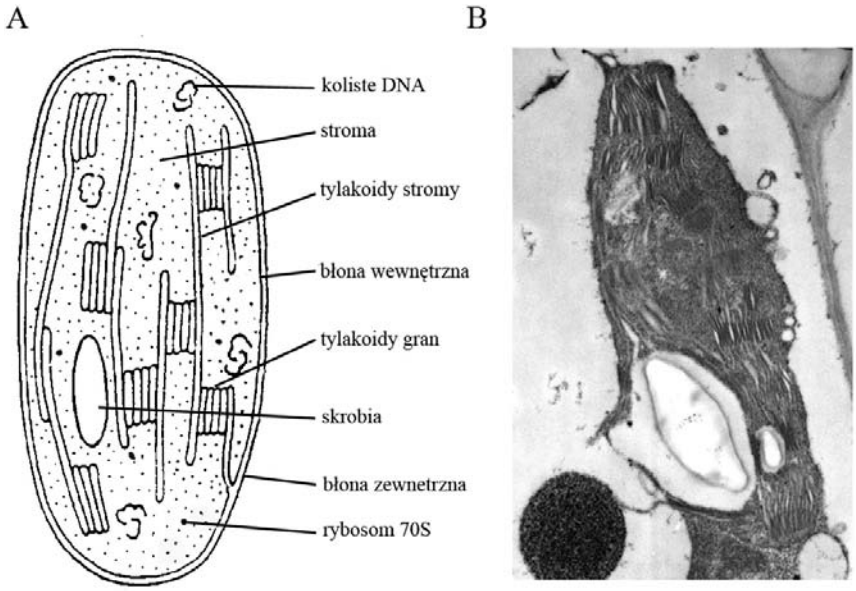
w błonach których umiejscowione są barwniki fotosyntetyczne. Obecność DNA i rybosomów świadczy o tym, że podobnie jak mitochondria, plastydy powstały w wyniku endosymbiozy, przekształcając się z czasem w organelle.

Proplastydy, z których rozwijają się inne formy, są charakterystyczne dla komórek merystematycznych pędu i korzenia. Średnio w jednej komórce występuje od 10 do 20 proplastydów. Są to małe, bezbarwne i często sferyczne organelle, których wnętrze wypełnia stroma, niewielkie ilości plastydowego DNA, RNA, rybosomów i białek rozpuszczalnych. Na świetle proplastydy przekształcają się w chloroplasty, natomiast w ciemności w etioplasty. Charakterystyczna dla tego typu plastydów jest obecność ciała prolamellarnego z przylegającymi do niego tylakoidami pierwotnymi. W błonach zawarty jest żółty barwnik, protochlorofil, który na świetle przekształca się w chlorofil, a etioplasty rozwijają się wtedy w chloroplasty.

Chloroplasty to duże (3–10 μm) plastydy soczewkowatego kształtu. W jednej komórce może występować ich aż 150. Chloroplasty pełnią wiele funkcji, z których najważniejsze to: fotosynteza, metabolizm skrobi, synteza kwasów tłuszczowych, lipidów, redukcja azotanu. Chloroplasty odznaczają się silnie rozwiniętym wewnętrznym systemem błon w postaci równolege ułożonych spłaszczonych woreczków – tylakoidów, w które wbudowane są barwniki fotosyntetyczne. Na przekroju poprzecznym błony te sprawiają wrażenie równolegle ułożonych blaszek – lamelli (rys. 12). Układ tylakoidowy chloroplastów osiąga wysoki stopień złożoności u roślin nasiennych. Wyróżnić w nim można grana – zwarte stosy utworzone z mniejszych, okrągłych tylakoidów, oraz intergrana utworzone z tylakoidów większych, dłuższych, luźno przebiegających w stromie, które łączą poszczególne grana w jeden ciagły system. W błony tylakoidów wbudowany jest cały aparat fazy jasnej fotosyntezy.

Stroma chloroplastów oprócz licznych białek zawiera też kolisty DNA pozbawiony histonów i przypominający DNA w komórkach prokariotycznych. W genomie plastydowym występuje około 125 różnych genów, z których tylko pewna część przypada na sekwencje kodujące białka. Część białek chloroplastowych powstaje na matrycy jądrowego DNA. Dzieje się tak w przypadku głównego enzymu karboksylazy/oksygenazy rybulozo-1,5-bisfosforanowej (Rubisco), którego zawartość sięga 50% wszystkich białek stromy. Część podjednostek Rubisco jest kodowana przez genom jądrowy, inne zaś podjednostki koduje genom chloroplastowy.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 12. Budowa chloroplastu: (A) schemat budowy, (B) chloroplast z liścia buka

Chromoplasty to plastydy, które charakteryzują się znacznym zróżnicowaniem kształtów i budowy wewnętrznej. Powstawać mogą z proplastydów lub chloroplastów i nie ulegają już dalszym przekształceniom. Są one aktywne metabolicznie i zdolne do podziału. Organelle te są pozbawione chlorofilu, lecz zawierają znaczne ilości barwników karotenoidowych, które są gromadzone w różnych strukturach. Chromoplasty nadają organom roślinnym żółto-pomarańczowo-czerwone zabarwienie. Barwniki mogą występować w plastoglobulach lub w nitkowatych, równolegle ułożonych włókienkach – tubulach. Lokalizacja barwnika jest także podstawą podziału chromoplastów na cztery grupy: globularne, tubularne, błonowe i krystaliczne. Odbywa się w nich biosynteza kwasów tłuszczowych i karotenoidów, zwłaszcza β-karotenu. Chromoplasty występują w tkankach o małej aktywności metabolicznej, ich obecność jest często objawem starzenia się (np. liście jesienne). Występują licznie także w okwiecie, owocach i innych organach (np. korzeń marchwi).

Gerontoplasty są plastydami starzejących się liści. Powstają one z chloroplastów w momencie utraty przez te organelle zdolności do podziału (brak plastydowego DNA) i spadku lub zahamowania aktywności metabolicznej.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Amyloplasty to duże plastydy pozbawione chlorofilu o sferycznym kształcie. Powstawać mogą z proplastydów lub w wyniku odróżnicowania z innych typów plastydów, np. chloroplastów. System błon wewnętrznych w amyloplastach jest silnie zredukowany. Główną ich funkcją jest synteza i akumulacja skrobi zapasowej. Cechą rozpoznawczą amyloplastów jest obecność w stromie ziaren skrobi. Występują w różnych typach komórek. Przykładowo w komórkach czapeczki korzenia, w liczbie od 20 do 30, są one odpowiedzialne za percepcję bodźców grawitacyjnych.

Leukoplasty to powstające z proplastydów małe bezbarwne plastydy o nieregularnym kształcie, które występują w sąsiedztwie jądra wyspecjalizowanych funkcjonalnie komórek, np. włosków gruczołowych. Ich stroma jest gęsta i brak w niej rybosomów plastydowych i tylakoidów. Leukoplasty, pomimo że nie gromadzą znacznych ilości materiałów zapasowych, są często mylone z amyloplastami. Ich rolą jest synteza kwasów tłuszczowych, niezbędnych do tworzenia wosków kutykularnych i monoterpenów.

1.1.3. Jądro komórkowe

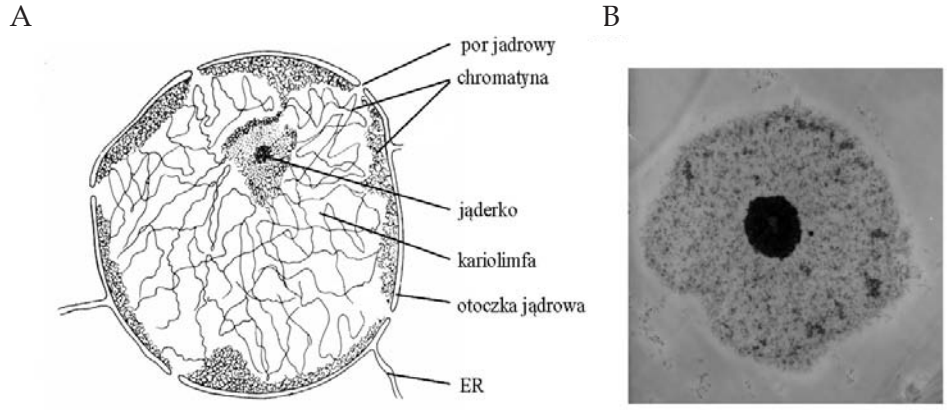
Jądro komórkowe to organellum komórkowe otoczone podwójną błoną. Jest magazynem informacji genetycznej, bierze udział w procesie replikacji i transkrypcji, jest zaangażowane w formowanie podjednostek rybosomów i ich przemieszczanie do cytoplazmy. Niezależną od tych procesów rolą jądra jest przekazywanie informacji genetycznej do następnych pokoleń komórek (mitoza) lub do następnych pokoleń organizmów (mejoza). Obecność jądra powoduje oddzielenie replikacji DNA i transkrypcji od procesów translacji oraz innych reakcji zachodzących w cytozolu.

Z reguły w komórce roślinnej występuje jedno jądro, które osiąga wymiary do kilkuset mikrometrów. Istnieją jednak wyjątki, gdyż w roślinie można znaleźć żywe komórki pozbawione jądra, np. rury sitowe floemu, oraz komórki wielojądrowe, np. komórki tapetum pylnikowego i bielmo w stadium jądrowym.

Jądro może być umieszczone centralnie bądź peryferycznie, a jego kształt jest zmienny i zależy przede wszystkim od kształtu komórki. Ponadto jądro komórkowe jest organellą, która może cyklicznie zmieniać swoją strukturę, w zależności od fazy cyklu komórkowego.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

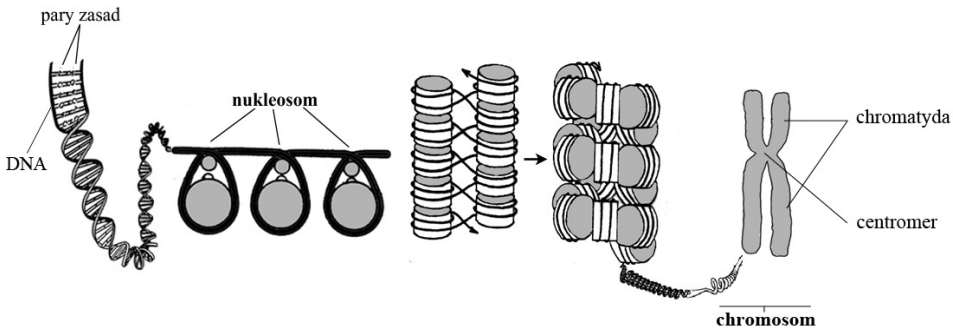
Otoczkę jądrową stanowi podwójna błona mająca połączenie z retikulum endoplazmatycznym. Błony, zewnętrzna i wewnętrzna, otoczki jądrowej łączą się ze sobą w obrębie struktur zbudowanych z ponad 100 różnych białek, tworzących **kompleksy porowe (NPC)**. Istnienie kompleksów porowych warunkuje kontakt wnętrza jądra z cytoplazmą. Wnętrze jądra wypełnia **nukleoplazma** (kariolimfa), w której można wyróżnić chromatynę, jąderko(a) i matriks jądrową (substancja podstawowa) oraz struktury będące wynikiem aktywności jądra komórkowego: włókienka okołochromatynowe (np. pre-mRNA), ziarnistości okołochromatynowe (transportowa i/lub zapasowa postać mRNA) i ziarnistości międzychromatynowe (kompleksy rybonukleoproteinowe odpowiedzialne za dojrzewanie RNA) (rys. 13). **Nukleoplazma** wypełnia wnętrze jądra, jest silnie uwodniona, a jej podstawowymi składnikami (macierzą) są różne białka, także enzymatyczne. Wśród enzymów są białka związane z funkcjami jądra (polimeraza DNA i polimeraza RNA) oraz różne kinazy. **Matriks jądrowa** to sieć włókienek białkowych uczestniczących w utrzymywaniu kształtu jądra i organizacji przestrzennej chromatyny. **Jąderko** jest nieobłonionym, kulistym obszarem, na który składa się RNA i białka. Miejscem tworzenia jąderka jest przewężenie wtórne chromosomu, tzw. organizator jąderka (NOR). W jąderku odbywa się synteza rybosomowego RNA (rRNA). Ponadto odgrywa ono rolę w biogenezie i transporcie małych RNA, dojrzewaniu mRNA i regulacji cyklu komórkowego.



Rys. 13. Budowa jądra komórkowego: (A) schemat budowy, (B) jądro komórkowe z liścia buka

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

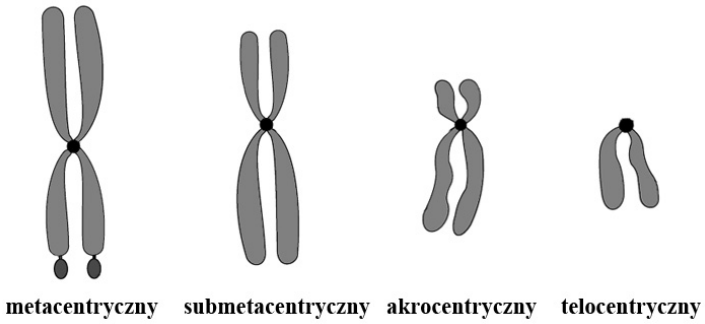
Chromatyna stanowi najważniejszy składnik jądra, w którym zawarta jest informacja genetyczna komórki. Jej podstawowym składnikiem strukturalnym jest **nukleosom**, obejmujący zasadowe białka histonowe, białka niehistonowe, DNA i RNA (rys. 14). Białkowym rdzeniem nukleosomu jest histonowy oktamer, na który nawinięta jest nić DNA w postaci lewoskrętnej helisy. Nukleosomy są połączone krótkimi odcinkami łącznikowego DNA o zmiennej długości. Taki układ poszczególnych elementów chromatyny warunkuje możliwość jej zwijania – upakowywania (kondensacji). Ze względu na stan i aktywność transkrypcyjną chromatyny wyróżnia się euchromatynę, która może przybierać zarówno formę skondensowaną podczas podziału jądra, jak i luźną – rozproszoną (zdekondesowaną) podczas interfazy, oraz heterochromatynę nieulegającą dekondensacji. Z tego też powodu uważa się, że euchromatyna ulega transkrypcji i jest aktywna genetycznie, z kolei heterochromatyna jest genetycznie nieaktywna. W chromatynie zachodzą fundamentalne procesy, jak samopowielanie (replikacja) DNA oraz przekazywanie informacji genetycznej na tzw. informacyjny RNA (transkrypcja), który przechodzi do cytoplazmy i bierze udział w syntezie białka na polisomach (translacja).



Rys. 14. Struktura chromatyny

Skondensowaną formą chromatyny są **chromosomy** (rys. 15). Ich powstanie jest warunkiem rozdzielenia materiału genetycznego podczas podziału. Najbardziej charakterystyczny kształt przybierają chromosomy w metafazie mitozy. Zespół chromosomów powstających w danej komórce nosi nazwę kariotypu. W kariotypie każdy typ chromosomu reprezentuje para chromosomów zwanych chromosomami homologicznymi.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 15. Rodzaje chromosomów

Miejscem charakterystycznym, które stanowi stały szczegół budowy chromosomu, jest centromer (przewężenie pierwotne). Dzieli on chromosom na dwie części zwane ramionami. Długość ramion jest dla różnych chromosomów tej samej komórki stała i zależy od położenia centromeru. Chromosomy metacentryczne mają dwa ramiona o równej długości. Z kolei w chromosomach akrocentrycznych centromer położony jest blisko końca chromosomu. Na niektórych chromosomach (tzw. chromosomach SAT lub jąderkotwórczych) może występować tzw. przewężenie wtórne, a pojawiający się w wyniku takiego przewężenia krótki fragment zwany jest satelitą (trabantem).

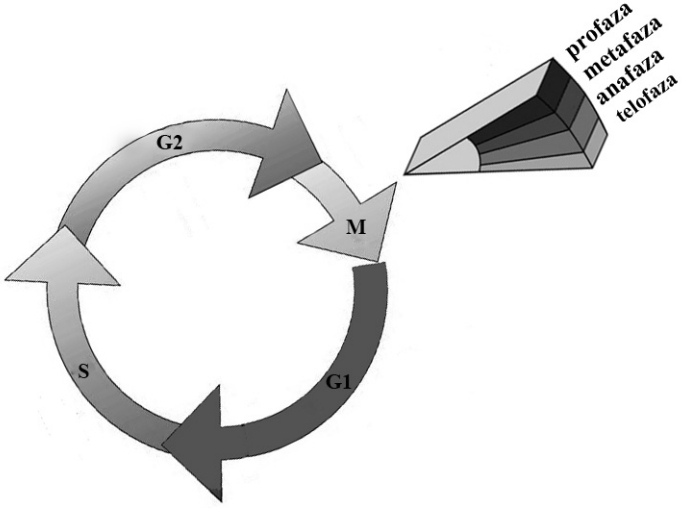
W komórkach oprócz podstawowego zespołu chromosomów (chromosomy A) mogą występować chromosomy specjalne, do których należą chromosomy B, chromosomy płci i minichromosomy. Chromosomy B są zwykle mniejsze od chromosomów A, a heterochromatyna jest w nich zlokalizowana w charakterystycznych miejscach. Jeśli jest ich niewiele, to nie mają wpływu na fenotyp rośliny, natomiast zwiększenie ich liczby powoduje zmniejszenie wigoru rośliny i obniżoną płodność. Chromosomy te nie są dziedziczone zgodnie z prawem Mendla, a podczas podziału mogą być eliminowane lub wprost przeciwnie, podlegać akumulacji. Chromosomy płci (X i Y) występują u gatunków roślin dwupiennych. Najlepiej poznane są u roślin zielnych: szczawiu zwyczajnego, lepnicy białej oraz chmielu zwyczajnego. W chromosomie Y zidentyfikowano geny warunkujące rozwój pręcików i geny męskiej płodności. Nie stwierdzono genów warunkujących płeć w chromosomie X, ale jest on niezbędny do życia rośliny. Minichromosomy zostały opisane jedynie u kilku gatunków, np. pszenicy, a ich roli dotąd nie poznano.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

1.1.4. Podziały i wzrost komórki

Wszystkie żywe komórki roślinne, zarówno merystematyczne, jak i somatyczne, w dogodnych warunkach życiowych odznaczają się zdolnością podziału i wzrostu. Dzięki podziałowi komórek pomnaża się w organizmie ich liczba, a wzrost komórek powstałych z podziału jest warunkiem powiększania się ciała rośliny.

U organizmów wielokomórkowych do zbudowania nowego organizmu z zapłodnionej komórki jajowej potrzebnych jest wiele powtarzających się cyklicznie podziałów komórek. Cykl ten, obejmujący podwojenie i podział, nazywany jest cyklem komórkowym (rys. 16). Cały cykl komórkowy obejmuje etapy przygotowujące komórkę do podziału, tzw. interfazę (fazy G1, S i G2) oraz fazę M, na którą składa się podział jądra komórkowego (kariokineza) i podział cytoplazmy (cytokineza). Rodzaj podziału jest warunkowany typem komórki, która ulegnie podziałowi. W komórkach somatycznych zachodzi mitoza, natomiast w komórkach rozrodczych (archesporialnych) mejoza. Faza M, trwająca najkrócej ze wszystkich etapów cyklu, jest jednak fazą najbardziej wyrazistą, w której dochodzi do rozdzielenia składników do komórek potomnych.



Rys. 16. Przebieg cyklu komórkowego

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

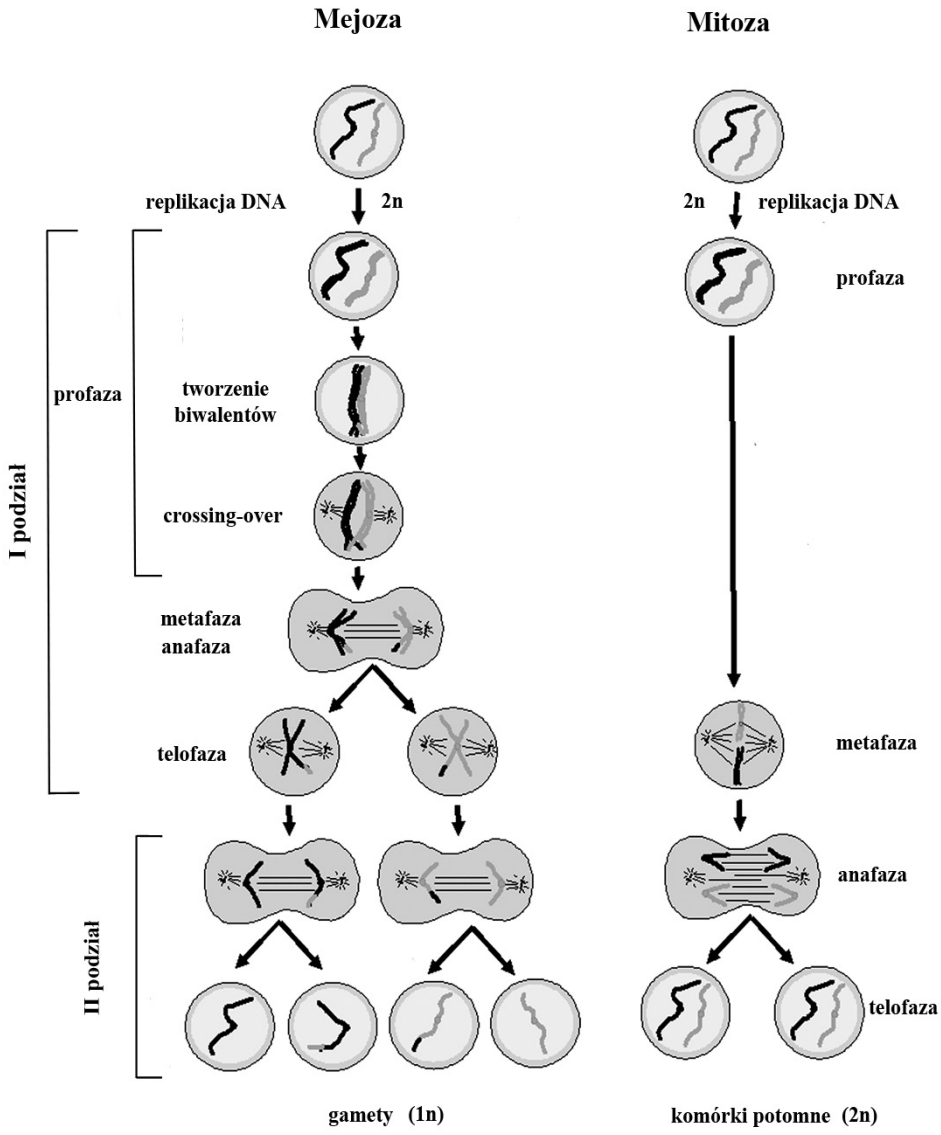
Podział komórki poprzedzony jest jej wzrostem i wytworzeniem kopii wszystkich występujących w niej składników. Pierwszy okres interfazy zwany posttelofazowym (G1) trwa bardzo długo. Dochodzi w nim do zwiększenia ilości cytoplazmy, powiększenia rozmiarów jądra. W kolejnym etapie, zwanym fazą syntezy (S), dochodzi do replikacji DNA i podwojenia jego ilości. Jednocześnie dochodzi do syntezy pozostałych elementów budujących chromatynę, tj. białek histonowych i niehistonowych. W ostatniej fazie, zwanej fazą preprofazową (postsyntetyczną) (G2), komórka i jądro w dalszym ciągu zwiększają swoje rozmiary. Dochodzi do znaczącego podniesienia ilości RNA. Po zakończeniu tej fazy komórka jest gotowa do podziału. Generalnie interfaza stanowi 80–90%, a mitoza 10–20% cyklu życiowego komórki, którego przeciętny czas trwania sięga kilku godzin.

Faza M jest nieprzerwaną sekwencją zdarzeń, która tradycyjnie dzielona jest na kilka etapów (stadiów) (rys. 17). Pierwszych pięć: profaza, prometafaza, metafaza, anafaza i telofaza, składa się na mitozę. Szóstym stadium jest cytokineza. Pięć stadiów mitozy następuje po sobie w ściśle określonym porządku, natomiast cytokineza zaczyna się w anafazie , trwa podczas całej telofazy i po jej zakończeniu. W profazie skopiowane w fazie S chromosomy ulegają kondensacji. Każdy z nich składa się z dwóch chromatyd, które ulegną rozdzieleniu. Poza obszarem jądra rozpoczyna się montowanie wrzeciona mitotycznego. W prometafazie rozpadowi ulega otoczka jądrowa, co umożliwia mikrotubulom wrzeciona kontakt z chromosomami. W czasie metafazy chromosomy gromadzone są w części równikowej (centralnej). W czasie anafazy dwie chromatydy każdego chromosomu oddzielają się od siebie i wrzeciono odciąga je do przeciwnych biegunów komórki. W telofazie zostaje odtworzona otoczka jądrowa wokół zespołu rozdzielonych chromosomów, tworząc tym samym dwa jądra potomne.

Podstawowe procesy zachodzące podczas cytokinezy mają za zadanie rozdzielenie cytoplazmy i części organelli komórkowych oraz odtworzenie plazmolemy i ściany komórkowej. Pomiędzy jądrami w cytoplazmie tworzy się fragmoplast, z którego powstaje najpierw przegroda pierwotna w postaci płytki oddzielającej dwie komórki od siebie, a następnie blaszka środkowa. Na niej każda z komórek potomnych odkłada ścianę pierwotną, a w miarę specjalizacji ścianę wtórną.

Na skutek zachodzących procesów wzrostowych komórki uzyskują kształt i budowę odpowiadającą potrzebom życiowym rośliny. Wzrost ko-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 17. Główne stadia procesu mitozy i mejozy

mórki przebiega stopniowo i można w nim rozróżnić kilka faz. Po podziale dochodzi do zwiększenia ilości cytoplazmy, dzięki czemu cała komórka powiększa swoje rozmiary. Następujący po tym wzrost wydłużeniowy polega na rozciąganiu i rozrastaniu ściany komórkowej oraz tworzeniu drobnych wakuol. Dochodzi do rozdzielenia jednolitej cytolazmy na pasemka. W więk-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

szości komórek roślinnych wakuole łączą się ze sobą, tworząc jedną centralną wakuolę, zajmującą zwykle środkową część komórki, a cytoplazma i organelle w niej rozmieszczone przylegają do plazmolemy. W tej fazie komórki osiągają swoją ostateczną i właściwą długość. W końcowej fazie wzrostu komórek ich kształty i rozmiary nie ulegają już zmianie, dochodzi jedynie do pogrubienia ścian komórkowych. W konsekwencji uruchomienia procesu programowanej śmierci komórki (apoptozy) w pewnych typach komórek dochodzi do zamierania protoplastu.

Rozmnażanie płciowe polega na łączeniu się dwóch komórek rozrodczych. Wymusza to istnienie mechanizmu zabezpieczającego stałą liczbę chromosomów w organizmie. Warunek ten spełnia **mejoza**, proces będący podziałem redukcyjnym, w wyniku którego powstają komórki o zredukowanej do połowy liczbie chromosomów. Typ mejozy u roślin nasiennych nosi nazwę pośredniego. Komórki, w których zachodzi mejoza, to komórki macierzyste spor (mejocyty), które we wczesnych stadiach rozwoju nie różnią się od innych komórek merystematycznych. Przed rozpoczęciem mejozy zwiększają one swoje rozmiary, a ich cytoplazma staje się gęstsza. W mejozie można wyróżnić dwa wyraźne etapy (rys. 17). W profazie I podziału dochodzi do zjawiska crossing-over, czyli wymiany nukleotydów między chromatydami chromosomów homologicznych. W metafazie I mejozy do przeciwnych biegunów wędrują nie chromatydy, lecz całe, złożone z dwóch chromatyd, chromosomy. Ponadto w mejozie, inaczej niż w mitozie, po pierwszym podziale bez wchodzenia komórki w fazę S, następuje podział drugi, w wyniku którego powstają cztery gamety o zredukowanej, pojedynczej liczbie chromosomów (n). W procesie mejozy, poza wspomnianym procesem crossing-over, zachodzi także losowy rozdział chromosomów, co powoduje, że powstające komórki generatywne mają zrekombinowaną informację genetyczną. Decyduje to o zmienności osobniczej i ma duże znaczenie w procesach ewolucyjnych.

1.2. Tkanki roślinne

Tkanka to zespół komórek charakteryzujących się wspólnym pochodzeniem i strukturą, współdziałających w pełnieniu określonej funkcji w roślinie. Elementy tkanki mogą występować razem lub mogą być rozproszone w ciele rośliny. Mogą tworzyć warstwy, pokłady, pasma, pochwy, grupy i wiązki. Zespół

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

komórek jednego rodzaju stanowi tkankę jednorodną, podczas gdy komórki różnych typów powiązanych ze sobą funkcjonalnie stanowią tkankę złożoną.

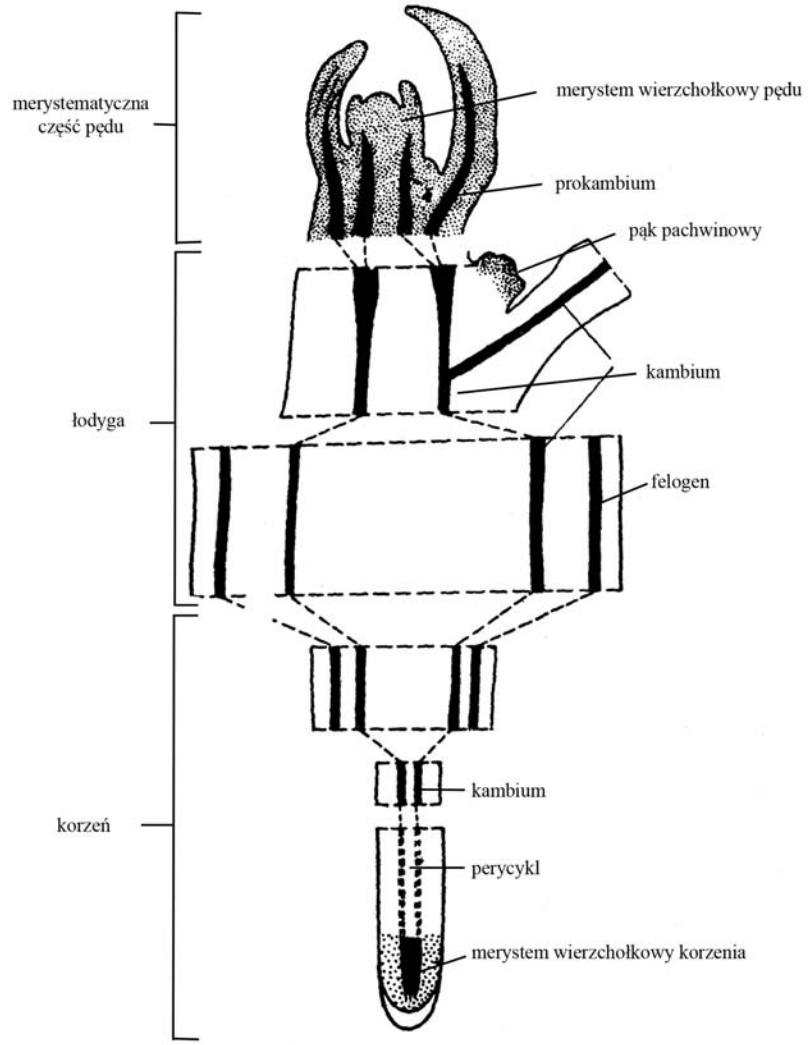
1.2.1. Tkanki merystematyczne

Na podstawie stadium rozwojowego tkanek **wyróżniamy tkanki merystematyczne (twórcze) i stałe** (tab. 1). Tkanki merystematyczne zbudowane są z małych komórek, które podlegają regularnym podziałom. Mają one centralnie umieszczone duże jądro i liczne drobne wakuole. Tkanki stałe to wszystkie tkanki dojrzałe, w których podziały komórkowe nie zachodzą lub dochodzi do nich tylko w wyjątkowych przypadkach. Ze względu na rozmieszczenie w ciele rośliny merystemy klasyfikujemy jako wierzchołkowe, boczne i interkalarne (rys. 18). Z kolei biorąc pod uwagę pochodzenie, merystemy dzielimy na pierwotne i wtórne. Merystemy pierwotne powstają z merystemu zarodkowego. Należą tu merystemy wierzchołkowe korzenia i pędu, archesporialne, kambium wiązkowe i interkalarne. Merystemów wtórnych nie daje się wyprowadzić bezpośrednio z promerystemów zarodka. Powstają one z tkanek stałych,

Tab. 1. Podział tkanek roślinnych

<table>
<tr><th colspan="3">Tkanki roślinne</th></tr>
<tr><th colspan="3">Budowa (struktura)</th></tr>
<tr><td>jednorodne</td><td colspan="2">niejednorodne</td></tr>
<tr><td>zarodkowa
merystematyczna
miękiszowa
kolenchymatyczna
wydzielnicza</td><td colspan="2">okrywająca
• epiderma
• ryzoderma
• peryderma
przewodząca
• łyko
• drewno
wzmacniająca
• sklerenchyma
• kolenchyma</td></tr>
<tr><th colspan="3">Pochodzenie</th></tr>
<tr><td colspan="2">merystematyczne</td><td>stałe</td></tr>
<tr><td>pierwotne</td><td>wtórne</td><td></td></tr>
<tr><td>zarodkowy
wierzchołkowy korzenia
wierzchołkowy pędu
interkalarny
archesporialny
kambium wiązkowe</td><td>merystemoid
kalus
kambium międzywiązkowe
felogen
perycykl</td><td>parenchyma
przewodząca
okrywająca
wzmacniająca
wydzielnicza</td></tr>
</table>

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 18. Rozmieszczenie merystemów w roślinie (wg Hejnowicz, 1980, zmodyfikowane)

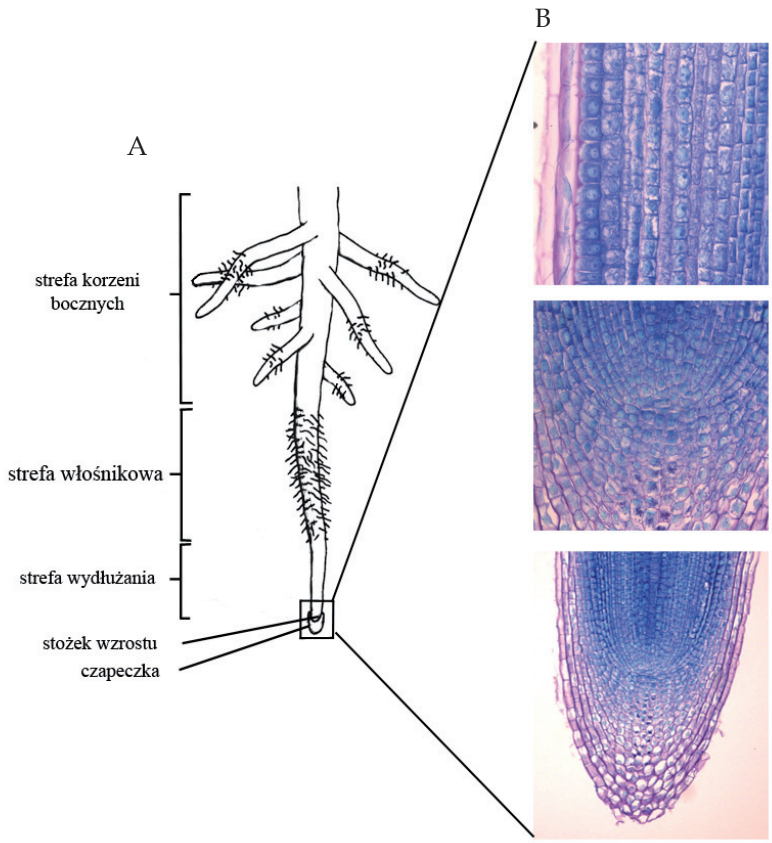
które odzyskały zdolność do dzielenia się. Do merystemów tych zaliczamy: fellogen (miazgę korkotwórczą), kambium międzywiązkowe, merystemoidy oraz kallus.

Merystem zarodkowy jest tkanką wyjściową do wszystkich innych rodzajów tkanek. Komórki powstające na obu biegunach zarodka stanowią pratkankę twórczą (promerystem). Gdy zarodek jest uformowany, podziały ograniczają się do określonych partii komórek.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Merystem archesporialny jest tkanką twórczą zlokalizowaną w organach rozmnażania płciowego roślin. U roślin nasiennych archespor żeński występuje w ośrodku zalążka, archespor męski zaś w komorach pyłkowych. Komórki archesporialne, przechodząc podziały redukcyjne (mejozę), wytwarzają haploidalne mikrospory (ziarna pyłku) oraz makrospory (woreczek zalążkowy z aparatem jajowym).

Merystem wierzchołkowy korzenia nie sięga do szczytu wierzchołka (rys. 19). Odkłada on w kierunku apikalnym komórki czapeczki, które zabezpieczają delikatne komórki embrionalne podczas wnikania korzenia w głąb podłoża. Po stronie bazalnej znajdują się z kolei komórki dla trzonu wierzchołka korzenia.



Rys. 19. Budowa korzenia: (A) schemat rozmieszczenia stref wzrostu korzenia, (B) obraz stożka wzrostu korzenia brzozy

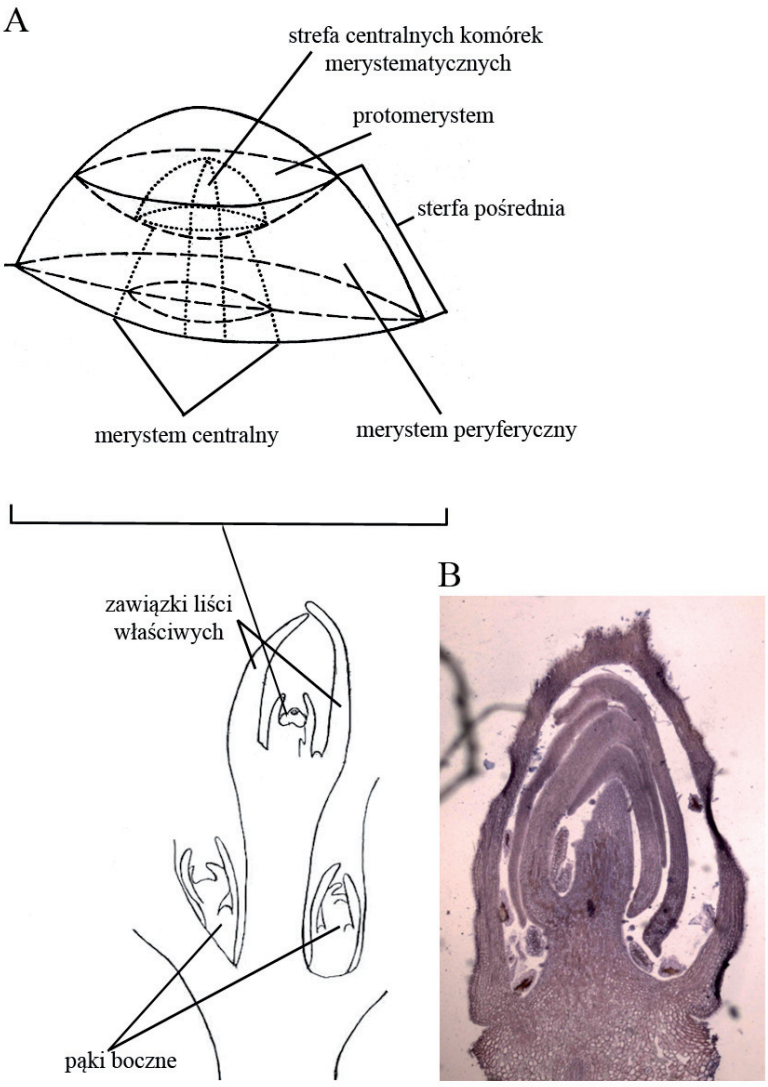
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Według teorii histogenowej w stożku wzrostu korzenia można wyróżnić kilka warstw (histogenów). Dermatogen jest warstwą zewnętrzną, z której powstaje tkanka okrywająca. Peryblem składa się z kilku warstw komórek i daje początek korze pierwotnej. Plerom także jest wielowarstwowy i z niego wywodzi się walec osiowy. Czapeczka u drzew liściastych jest tego samego pochodzenia co tkanka okrywająca. U drzew szpilkowych występują dwie warstwy komórek inicjalnych. W wyniku podziałów warstwy wewnętrznej powstaje plerom. Z kolei warstwa zewnętrzna jest początkiem tworzenia peryblemu i czapeczki. Dermatogen powstaje z peryblemu w pewnym oddaleniu od wierzchołka.

Z reguły już w pobliżu komórek inicjalnych zaznacza się zróżnicowanie merystemu na przyszły walec osiowy, korę pierwotną, ryzodermę i czapeczkę.

Przyrost na długość i budowa pierwotna łodygi są wynikiem działalności **merystemu wierzchołkowego pędu** (rys. 20). Wszystkie elementy wegetatywne i generatywne pędu biorą z niego początek. Zlokalizowany na szczycie łodygi merystem najczęściej ma kształt stożkowaty lub kopulasty i ochraniany jest przez liście łuskowate lub zawiązki liściowe. Szczytową część merystemu do zawiązków najmłodszych liści zajmuje **pramerystem** (protomerystem). Są to komórki inicjalne i ich bezpośrednie, niezróżnicowane pochodne. Pod względem histologicznym można w nim wyróżnić dwa obszary: zlokalizowaną na zewnątrz tunikę oraz zajmujący wewnętrzną część korpus. Komórki **tuniki** ułożone są najczęściej w dwie regularne warstwy, przy czym każda z nich ma swoje oddzielne komórki inicjalne. Podziały w tym regionie są wyłącznie antyklinarne (w płaszczyźnie prostopadłej do powierzchni), co warunkuje jej powierzchniowy wzrost. **Korpus** tworzą komórki ułożone nieregularnie, które ulegają zarówno podziałom antyklinarnym, jak i peryklinarnym (w płaszczyźnie równoległej do powierzchni wierzchołka). Dzięki takim podziałom korpus powoduje wzrost objętościowy. Bezpośrednio pod pramerystemem znajduje się **merystem pierwotny**, w którego skład wchodzą komórki o pewnym stopniu zróżnicowania. Wyodrębnić w nim można trzy regiony: praskórkę, z której wykształca się epiderma, pramiękisze – peryferyczny, z którego powstaje miękisz kory pierwotnej, i centralny, dający początek miękiszowi rdzenia, oraz prakambium różnicujące się w tkankę przewodzącą.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 20. Budowa stożka wzrostu pędu: (A) schemat budowy, (B) obraz stożka wzrostu łodygi brzozy

U drzew szpilkowych występuje grupa komórek inicjalnych, które znajdują się na szczycie protomerystemu. Nie można w nim wyróżnić komórek korpusu i tuniki, jednak istnieje zróżnicowanie cytohistologiczne, które pozwala na wyróżnienie dystalnej strefy osiowej i powstającej z niej proksymalnej

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

(wewnętrznej) strefy osiowej oraz strefy peryferycznej. W skład strefy dystalnej wchodzą komórki inicjalne i ich najbliższe pochodne, najaktywniejsza strefa peryferyczna daje początek wszystkim tkankom.

Merystem interkalarny (wstawowy) stanowią partie tkanek znajdujące się u podstawy międzywęźli, pomiędzy tkankami stałymi. Pochodzą one ze stożka wzrostu pędu i powodują wydłużanie międzywęźli. Wzrost interkalarny wraz ze wzrostem wierzchołkowym sprawia, że łodyga wydłuża się bardzo szybko, jednak w miarę starzenia rośliny jego aktywność zanika.

Merystemy boczne rozmieszczone są jako pokłady lub pasma równoległe do powierzchni organu. Należy do nich kambium wiązkowe i międzywiązkowe, felogen, kalus, merystemoid epidermalny.

Kambium wiązkowe jest merystemem pierwotnym, który występuje w wiązkach łykodrzewnych między drewnem i łykiem. Po podziale komórki kambium jedna z komórek potomnych pozostaje komórką inicjalną, a druga rozpoczyna różnicowanie w elementy wtórnej tkanki przewodzącej. Gdy komórka potomna skierowana jest do środka łodygi, różnicuje się w komórkę drewna, gdy na zewnątrz, w element łyka. **Kambium międzywiązkowe** jest merystemem wtórnym, który tworzy się w miękiszu promieni rdzeniowych podczas wzrostu rośliny na grubość. Jego działalność zabezpiecza tkanki położone na zewnątrz od kambium przed rozerwaniem wynikającym z naporu drewna.

Merystemoidy epidermalne są komórkami lub grupami komórek, których podziały prowadzą do powstania aparatów szparkowych i włosków. Odznaczają się one zdolnością do pobudzania podziałów wśród komórek, które znajdują się w ich sąsiedztwie.

Kalus jest tkanką przyranną tworzącą się w miejscu zranienia rośliny. Najczęściej tworzy się z kambium, lecz może powstać także z tkanek stałych. Żywe komórki przylegające do rany ulegają odróżnicowaniu, uzyskują zdolność do podziału, a dzieląc się wytwarzają komórki, które zasklepiają obszar zranienia i prowadzą do regeneracji uszkodzonych obszarów.

Felogen daje początek wtórnej tkance okrywającej.

Perycykl (perykambium, okolnica) jest najbardziej zewnętrzną warstwą walca osiowego korzenia, która ma właściwości tkanki twórczej. Może z niej powstawać kambium oraz felogen. Jest on także odpowiedzialny za wytwarzanie korzeni bocznych.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

1.2.2. Tkanki stałe

Tkanka miękiszowa stanowi główną masę ciała rośliny. Komórki tej tkanki są żywe, protoplast silnie zwakuolizowany, jądro umieszczone peryferycznie, a ściany komórkowe cienkie (rys. .21). Pomiędzy komórkami znajdują się przestwory międzykomórkowe różnej wielkości. Małe przestwory międzykomórkowe (typ schizogenowy) tworzą się w wyniku rozklejenia blaszki środkowej na małym obszarze, czego następstwem jest odsunięcie się komórek od siebie. Przestwory większe (typ lizygenowy) powstają w wyniku degradacji jednej lub kilku komórek. Największe przestwory (typ reksygenowy) powstają w wyniku nierównomiernego wzrostu tkanek położonych w zewnętrznych i wewnętrznych partiach organów. W wyniku powstałych naprężeń dochodzi do rozerwania całych partii komórek/tkanek.

Tkanka miękiszowa może pełnić różne funkcje i jest to główne kryterium podziału.

Miękisz zasadniczy wypełnia wolne przestrzenie pomiędzy innymi partiami tkanek w różnych organach, np. miękisz kory pierwotnej, rdzeń.

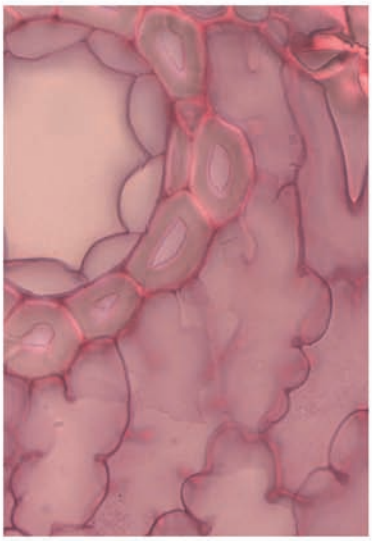
Miękisz spichrzowy składa się z komórek zawierających materiały zapasowe tj. tłuszcze, węglowodany. Odmianą miękiszu spichrzowego jest miękisz wodny, którego komórki mają duże wakuole będące magazynem wody.

Miękisz powietrzny (aerenchyma) ma silnie rozwinięty system przestworów międzykomórkowych, które tworzą system kanałów powietrznych będących rezerwuarem powietrza.

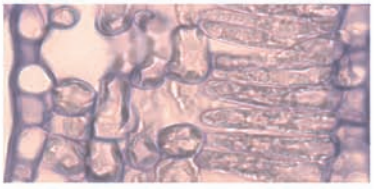
Miękisz asymilacyjny (chlorenchyma, miękisz zieleniowy), którego komórki zawierają duże ilości chloroplastów, występuje przede wszystkim w liściach i odpowiada za proces fotosyntezy. Miękisz ten może być niezróżnicowany, wtedy pomiędzy komórkami nie ma różnic morfologicznych, lub zróżnicowany na palisadowy oraz gąbczasty. Miękisz palisadowy budują komórki wydłużone z małymi przestworami międzykomórkowymi. Z kolei komórki miękiszu gąbczastego są izodiametryczne, a pomiędzy nimi znajdują się duże przestwory międzykomórkowe.

Na **miękisz wydzielniczy** składają się pojedyncze komórki lub zespoły komórek, produkujące, gromadzące i/lub wydzielające wtórne produkty przemiany materii (garbniki, olejki eteryczne, alkaloidy, żywice). Komórki te odznaczają się gęstą cytoplazmą, dużym jądrem i dobrze rozwiniętym systemem błon

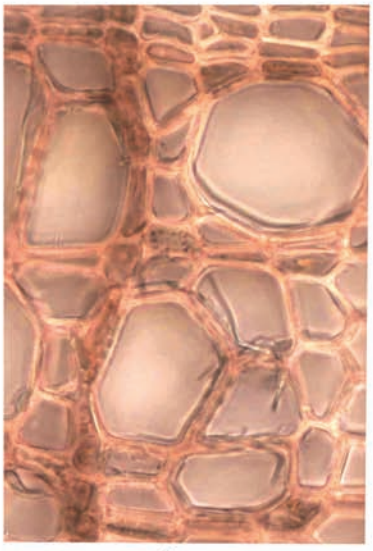
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



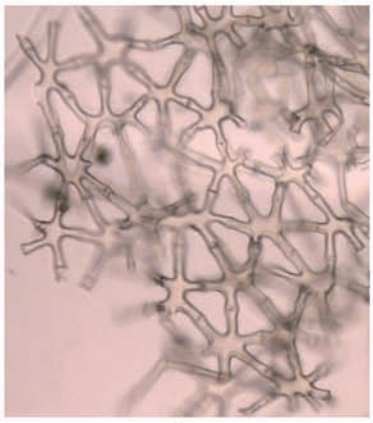
wydzielniczy



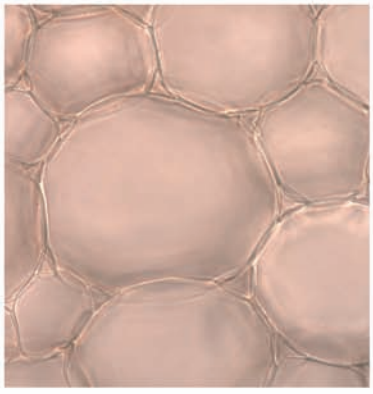
asymilacyjny



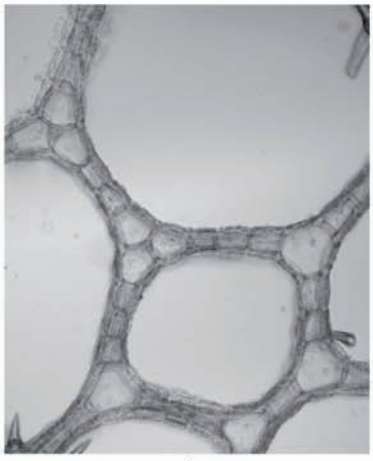
drzewny



powietrzny



zasadniczy



powietrzny

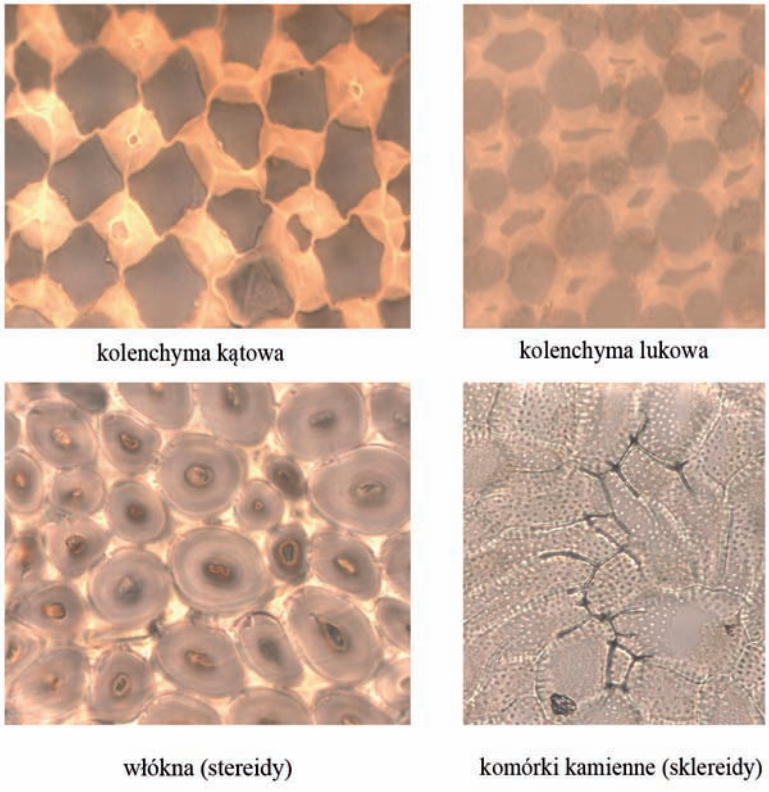
Rys. 21. Rodzaje miękiszu

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

wewnętrznych, przede wszystkim endoplazmatycznego retikulum i aparatu Golgiego. Parenchyma, ze względu na jej niski stopień specjalizacji, stosunkowo łatwo ulega odróżnicowaniu i daje początek merystemom wtórnym.

Tkanka wzmacniająca (mechaniczna) jest tkanką niejednorodną, na którą składają się kolenchyma i sklerenchyma. Jej komórki mają zgrubiałe ściany komórkowe, co powoduje, że organy, w których występuje, charakteryzują się sztywnością i elastycznością.

Kolenchyma występuje w formie pasm lub pokładów komórek o zgrubiałych ścianach i żywych protoplastach (rys. 22). Zwykle zawiera ona chloroplasty i jest zdolna do wzrostu wydłużeniowego. Występuje w peryferycznych częściach młodych pędów, ogonkach liściowych i w dużych nerwach liściowych. W zależności od lokalizacji zgrubień ściany komórkowej wyróżniono, kolenchymę kątową, w której zgrubienia występują na styku kilku komórek,



Rys. 22. Rodzaje tkanki wzmacniającej

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

np. w ogonkach liściowych morwy; kolenchymę płatową – zgrubieniu podlegają ściany styczne, np. łodyga bzu czarnego; kolenchymę lukową – zgrubiałe są ściany otaczające przestwór międzykomórkowy, np. u lepiężnika; kolenchymę włóknistą – ściany są równomiernie zgrubiałe, np. w ogonkach liściowych klona, lipy i magnolii.

Sklerenchyma zbudowana jest z komórek o zgrubiałych ścianach, których drewnienie doprowadza do śmierci protoplastu. Dzięki takiej budowie wykazuje ona znaczną odporność na rozciąganie, ściskanie, zginanie i skręcanie. Sklerenchyma występuje w postaci włókien i komórek kamiennych (rys. 22). Włókna to wydłużone, wrzecionowate komórki, które występują w postaci warstw albo pasm. Włókna drzewne występują w drewnie i często w budowie przypominają cewki, z których w procesie ewolucji się rozwinęły. Włókna łykowe występują w formie stycznych pasm we floemie pierwotnym. Tylko w nielicznych przypadkach, np. u lipy, występują także w łyku wtórnym.

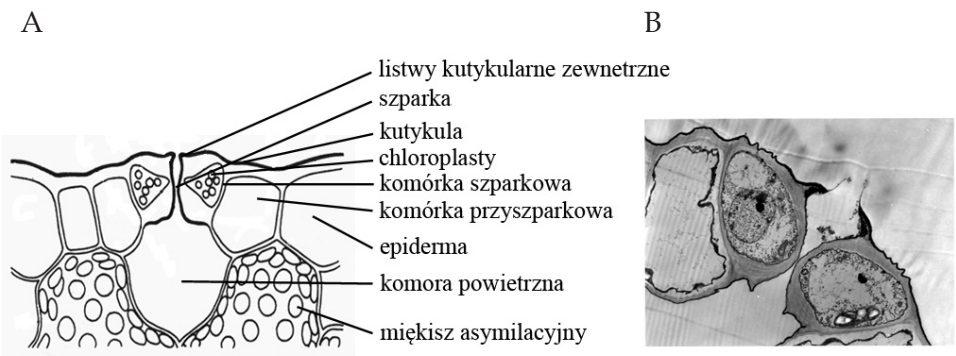
Komórki kamienne (sklereidy) mają grubą ścianę wtórną z jamkami prostymi. Ich protoplast pozostaje żywy, gdy w ich otoczeniu znajdują się żywe komórki, np. w owocach gruszy, lub zamiera, gdy otaczają je komórki martwe, np. łupiny nasienne. Mogą występować pojedynczo (idioblasty), w skupieniach lub tworzyć warstwy, np. w perydermie jako warstwa korka kamiennego. W zależności od budowy ścian komórkowych wyróżniono: brachysklereidy – komórki grubościenne, równowymiarowe, często w postaci wielościanów; makrosklereidy – komórki wydłużone, o tępych końcach; astrosklereidy – komórki mają gwiazdowate rozgałęzienia; osteosklereidy – komórki o kształcie piszczelowatym rozszerzone na końcach.

Na **tkanki okrywające** składają się wszystkie elementy, które pełnią funkcję izolowania wnętrza rośliny od środowiska zewnętrznego. Do tkanek pierwotnych należą epiderma i ryzoderma, a do tkanek wtórnych peryderma. W skład układu okrywającego można zaliczyć także tkanki okrywające wewnętrzne: egzodermę i endodermę korzenia oraz hipodermę pędu. Ponieważ jednak izolacja wnętrza rośliny nie może być kompletna, nie wszystkie elementy wchodzące w skład tkanki okrywającej pełnią taką funkcję. Pewne elementy, np. aparaty szparkowe i przetchlinki, zapewniają sprawną wymianę gazową, inne, np. włośniki, są częścią układu chłonnego, a włoski gruczołowe układu wydzielniczego.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Epiderma jest tkanką okrywającą części nadziemne. U roślin lądowych pobieranie wystarczającej ilości wody z podłoża i zapobieganie jej nadmiernej transpiracji (utracie) jest bardzo ważnym problemem. W budowie epidermy jest szereg cech ograniczających transpirację. Epiderma stanowi najczęściej jedną warstwę żywych, cienkościennych komórek, które ściśle do siebie przylegają i zwykle są pozbawione chloroplastów. Zewnętrzne ściany komórkowe są grubsze, a na ich powierzchni odkładana jest kutykula. Na skutynizowanych ścianach może występować także wosk.

Elementem charakterystycznym dla epidermy są **aparaty szparkowe** (rys. 23). Typowy aparat szparkowy składa się z dwóch komórek szparkowych, które różnią się budową od pozostałych komórek epidermy. Komórki te mają chloroplasty oraz specjalne zgrubienia ścian, które umożliwiają im zmianę kształtu przy zmianach turgoru. Pomiędzy komórkami szparkowymi występuje przestwór międzykomórkowy typu schizogenowego, zwany szparką (porus). U roślin drzewiastych najczęściej spotykany jest aparat szparkowy typu *Heleborus*. Dwie komórki fasolowatego kształtu, skierowane ku sobie wklęsłą stroną, mają zgrubiałe ściany przy przestworze międzykomórkowym. Por łączy się z systemem wewnętrznych przestworów międzykomórkowych. W skład aparatu szparkowego mogą wchodzić także sąsiednie komórki, tzw. komórki przyszparkowe, które różnią się budową od komórek szparkowych.



Rys. 23. Budowa aparatu szparkowego: (A) schemat budowy, (B) obraz aparatu szparkowego gruszy

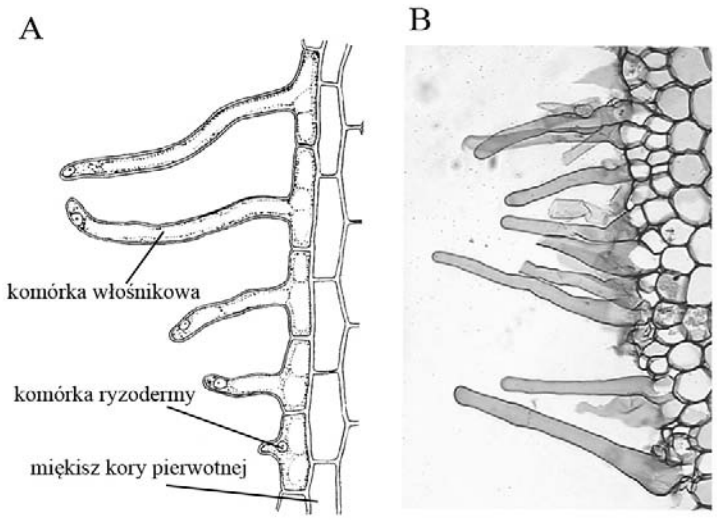
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Epiderma może ponadto wytwarzać włoski i kolce. Włoski mogą być zarówno jedno-, jak i wielokomórkowe, proste lub rozgałęzione, o rozmaitych kształtach. Gdy są one żywe, to przyczyniają się do zwiększenia powierzchni parowania wody. Z kolei martwe, wypełnione powietrzem, tworzą na powierzchni warstwę chroniącą przed nadmierną transpiracją. Gdy powłoka z włosków jest bardzo gęsta, określana jest kutnerem. Specjalną kategorię włosków stanowią włoski wydzielnicze, produkujące najczęściej olejki eteryczne czy nektar.

Wytworami epidermy i leżących pod nim warstw miękiszu są także kolce. Pełnią one funkcję zabezpieczającą przez roślinożercami. Są to twory sztywne, ostro zakończone, a ich rozmieszczenie jest nieregularne.

Ryzoderma

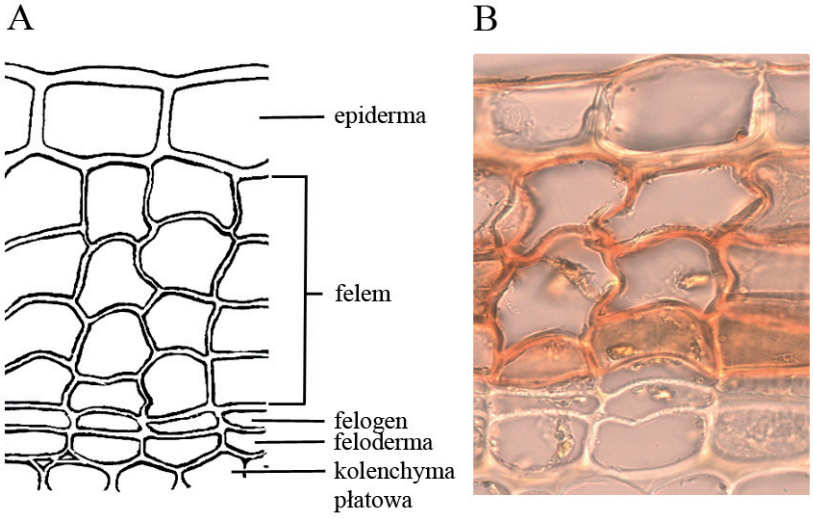
Ryzoderma okrywa korzeń i w przeciwieństwie do epidermy nie ogranicza przepływu wody. Jest ona zbudowana z jednego rzędu żywych, cienkościennych komórek, które ściśle do siebie przylegają. Ilość kutykuli jest śladowa. Komórki epiblemy w strefie włośnikowej tworzą długie wypustki – włośniki, które w znaczący sposób zwiększają powierzchnię chłonną korzenia (rys. 24). Komórka włośnikowa ma centralna wakuolę, przyściennie rozmieszczoną cytoplazmę i jądro zlokalizowane w szczytowej partii włośnika.



Rys. 24. Budowa epiblemy z włośnikami: (A) schemat budowy, (B) obraz epiblemy z włośnikami brzozy

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

U większości roślin z wtórnym przyrostem na grubość pierwotna tkanka okrywająca funkcjonuje krótko, po czym jej funkcję przejmuje **peryderma**. Jest to tkanka wtórna, w której skład wchodzą merystematyczne komórki felogenu oraz wytwarzane w wyniku jego działalności, odkładane na zewnątrz komórki korka (felemu) oraz odkładane do wnętrza komórki miękiszu korkowego (felodermy) (rys. 25). Warstwę korkową tworzą komórki martwe, o ścianach skorkowaciałych. Felem składa się z komórek ściśle przylegających, martwych i wypełnionych powietrzem. Ściany komórkowe są adkrustowane suberyną, która zlokalizowana jest w postaci warstwy pomiędzy ścianą pierwotną i wtórną. Dodatkowo ściany komórkowe ulegają drewnieniu. Taką zdrewniałą perydermę mają dęby. Korek jest więc tkanką nieprzepuszczalną dla wody i powietrza, w doskonały sposób zabezpieczającą tkanki położone głębiej.



Rys. 25. Budowa (A) i przestrzenny obraz (B) perydermy z bzu czarnego

Istnieją dwa typy komórek skorkowaciałych. Jedne z nich są cienkościenne, a tworzona przez nie tkanka jest jasna. Komórki drugiego typu są grubościenne, wypełnione garbnikami i żywicami, co powoduje, że tkanka ta ma ciemniejsze zabarwienie. Komórki obu typów mogą występować na jednej roślinie, a sposoby ułożenia są specyficzne gatunkowo. Przykładowo u brzozy warstwy cienkościenne i grubościenne są wyraźnie rozgraniczone. Podczas

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

nierównomiernego pęcznienia lub na skutek zginania w korze tworzą się rysy, co powoduje łuszczenie się tych warstw. Komórki o grubych ścianach są silniej spłaszczone niż komórki cienkościenne. Ponadto komórki cienkościenne zawierają drobne białe ziarenka – betuliny.

U większości roślin pierwotny pierścień felogenu wcześnie zamiera, a jego funkcję przejmują kolejne warstwy uaktywniające się w głębiej położonych tkankach. W tym wypadku warstwa felogenu może tworzyć jednolity pierścień lub składać się z szeregu niezależnych od siebie, niedużych odcinków, które zachodzą na siebie brzegami, np. dąb, topola, sosna. Ostatecznie felogen wkracza na teren łyka wtórnego, którego elementy stopniowo są odcinane i zamierają. Powstająca w ten sposób **martwica korkowa** ulega rozciąganiu na skutek rozrastania się pnia i pęka, tworząc charakterystyczne bruzdy na powierzchni pni i starszych odcinków gałęzi (rys. 26).

U niektórych roślin pierwotny pierścień miazgi korkorodnej utrzymuje się przez wiele lat, a powiększanie jego obwodu zachodzi dzięki podziałom komórek ścianami promienistymi. Zewnętrzne, martwe komórki odpadają wkrótce po wytworzeniu, więc warstwa korkowa ma gładką powierzchnię.

Tkanka przewodząca jest tkanką niejednorodną, na którą składa się drewno (ksylem) oraz łyko (floem). Elementy te nigdy nie tworzą tkanek niezależnych od siebie i występują wspólnie w postaci wiązek łyko-drzewnych.

Drewno jest wyspecjalizowane w przewodzeniu wody i soli mineralnych. Jednakże u drzew, w okresie wczesnowiosennym, gdy dochodzi do wznowienie wzrostu, elementami ksylemu wędrują także substancje odżywcze z tkanek spichrzowych korzeni i łodyg do pąków. Ponieważ większość elementów ksylemu jest zdrewniała, spełnia on także funkcję wzmacniającą. Na ksylem składają się cewki, naczynia, włókna drzewne i miękisz drzewny.

Cewki są komórkami wydłużonymi, których końce są zwężone lub ukośne. Przylegają one do siebie ścianami bocznymi i zachodzą na siebie zwężonymi końcami. Woda przemieszcza się pomiędzy tymi komórkami przez perforacje w ścianie, zwane jamkami lejkowatymi.

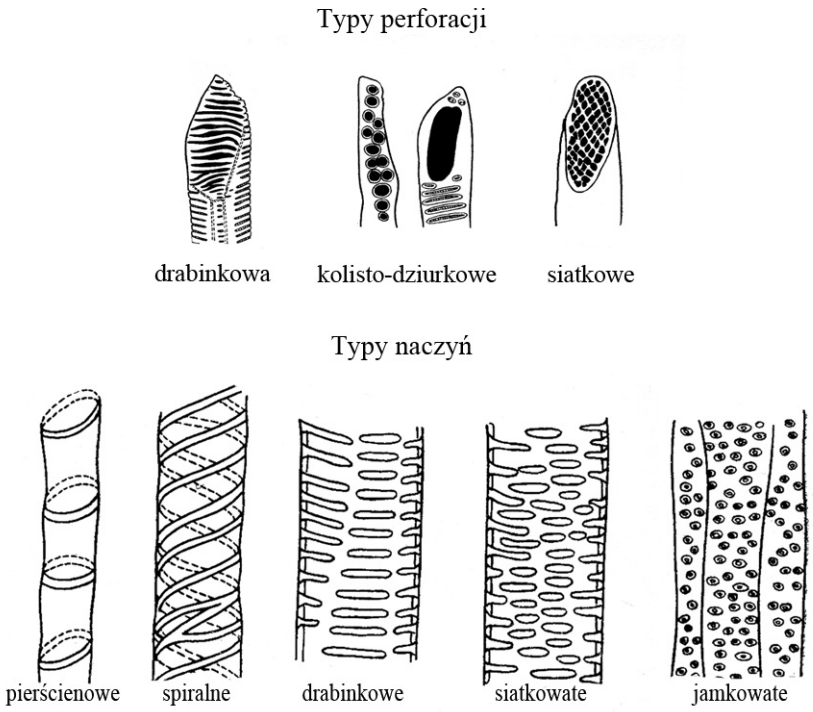
Naczynia stanowią element drewna charakterystyczny dla roślin okrytonasiennych. Komórki budujące naczynia są długie i ustawione w pionowe szeregi. Ściany poprzeczne pomiędzy poszczególnymi komórkami ulegają zanikowi. Powstała w ten sposób perforacja drabinkowa, siateczkowa lub kolisto-dziurowa powoduje, że człony naczyń ciągną się bez przerwy na znacz-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Rys. 26. Obraz martwicy korkowej u wybranych gatunków drzew

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

nych odcinkach (rys. 27). Zdrewniałe ściany członów naczyń mają zgrubienia (listwy) powstające w następstwie nierównomiernego odkładania ściany wtórnej. W związku z tym wyróżniono najsłabiej wyspecjalizowane naczynia o zgrubieniach pierścieniowych i spiralnych oraz dobrze wykształcone naczynia o zgrubieniach drabinkowych i jamkowatych (rys. 27).



Rys. 27. Typy naczyń i typy perforacji (wg Hejnowicz, 1980, zmodyfikowane)

Włókna drzewne stanowią element drewna spełniający funkcję mechaniczną. Mają one bardzo grubą, zdrewniałą ścianę wtórną oraz zredukowane jamki lejkowate. Elementy te rozmieszczone są pojedynczo lub w skupieniach pomiędzy innymi elementami tkanki.

Miękisz drzewny jest jedynym żywym elementem drewna. Spełnia on funkcję tkanki spichrzowej oraz zapewnia łączność z innymi tkankami, co jest niezbędne dla funkcjonowania drewna jako tkanki przewodzącej. Miękisz ten występuje w postaci miękiszu osiowego oraz miękiszu promieni rdzeniowych.

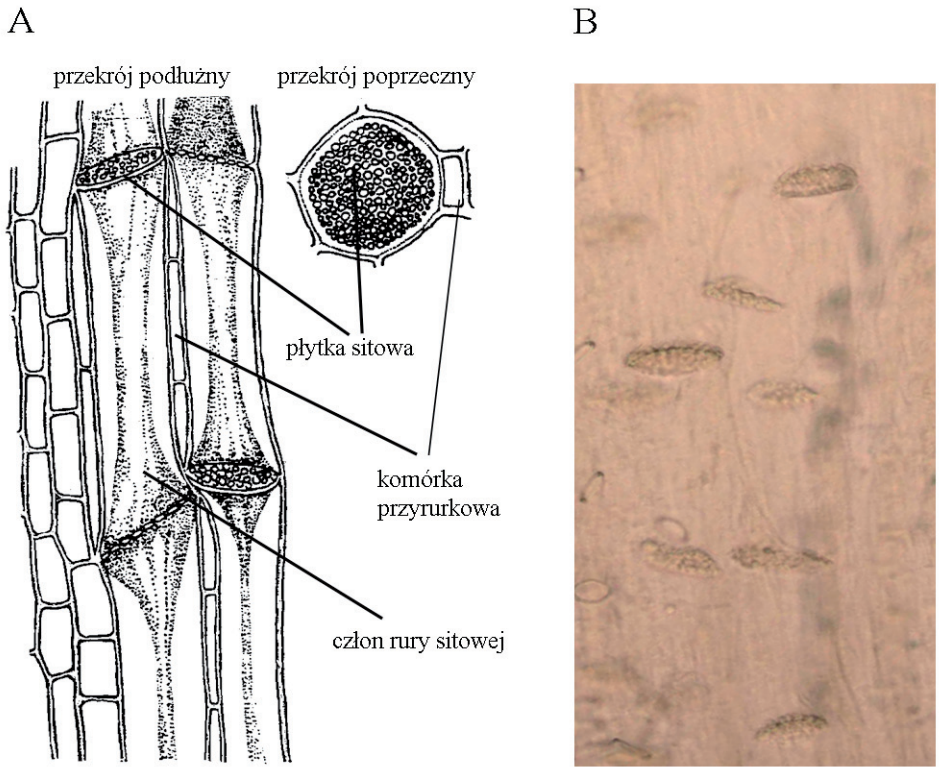
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Ze względów rozwojowych wyróżniamy ksylem pierwotny, który z kolei dzieli się na protoksylem i metaksylem oraz ksylem wtórny.

Łyko jest odpowiedzialne za przewodzenie substancji odżywczych, głównie z liści do innych organów, wzdłuż ciągów utworzonych z elementów łyka. Łyko także jest tkanką niejednorodną, złożoną z komórek sitowych, rur sitowych, komórek towarzyszących (przyrurkowych), włókien łykowych i miękiszu łykowego.

Komórki sitowe stanowią element przewodzący u roślin nagozalążkowych. W komórkach tych sita rozmieszczone są nieregularnie na wszystkich ścianach, a ich pory mają mniejszą średnicę.

Rury sitowe to pionowe szeregi komórek o wydłużonym kształcie, które są żywe, lecz pozbawione jądra komórkowego. Elementy te mają na ścianach poprzecznych zespoły charakterystycznych perforacji zwanych sitami (rys. 28). Jest to miejsce przechodzenia pasm cytoplazmy pomiędzy



Rys. 28. Budowa rury sitowej: (A) schemat budowy, (B) obraz rury sitowej z łodygi lipy

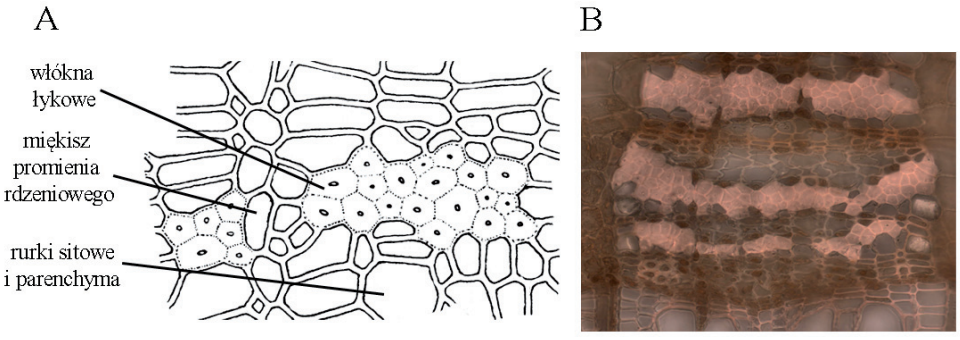
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

sąsiednimi komórkami. Rury sitowe mają także pola sitowe z mniejszymi porami w miejscu kontaktu z członem innej rurki bądź z komórką towarzyszącą. W okolicach sit zlokalizowany jest wielocukier, kaloza, która po zakończeniu sezonu wegetacyjnego lub w następstwie uszkodzenia zasklepia sita. W nowym sezonie wegetacyjnym ulega ona rozpuszczeniu, a łyko wznawia swoją działalność.

Komórki towarzyszące (przyrurkowe) powstają wraz z rurami sitowymi w wyniku podłużnego podziału komórki macierzystej. Są to komórki żywe, wydłużone, które mogą podlegać jeszcze dalszym podziałom, tak więc do jednego członu rurki sitowej przylega kilka komórek przyrurkowych.

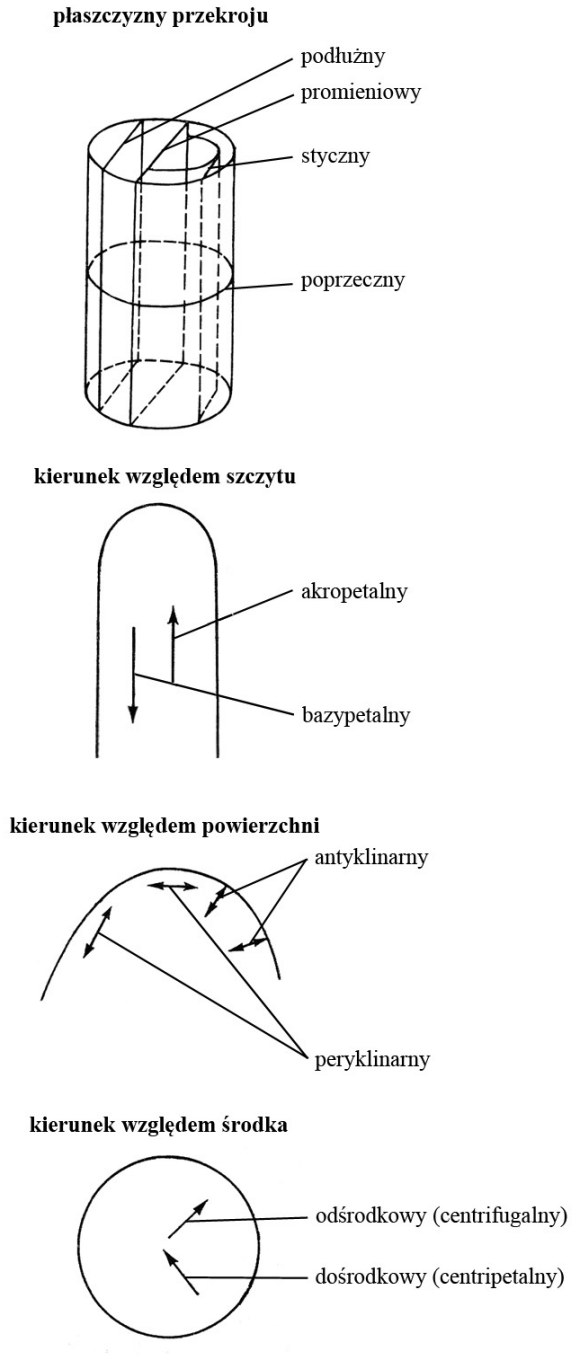
Włókna łykowe są elementem charakterystycznym dla roślin okrytonasiennych. Budują je komórki dłuższe od włókien drzewnych, które na swojej powierzchni mają jamki proste. Elementy sitowe u drzew funkcjonują zwykle kilka miesięcy, po czym obumierają, a ich funkcję przejmują nowe elementy. Z kolei komórki miękiszowe i włókna są elementami trwalszymi, przy czym niekiedy włókna danego pokładu floemu dojrzewają dopiero, gdy elementy sitowe zakończyły działalność. W następstwie takiej budowy we floemie można wyróżnić dwie warstwy: przewodzącą i nieprzewodzącą (rys. 29).

Miękisz łykowy budują komórki wydłużone, które układają się w postaci pasm wśród innych elementów łyka. Spełniają one funkcję spichrzową i wspomagają transport poziomy.



Rys. 29. Układ elementów w łyku wtórnym: (A) schemat ułożenia elementów (wg Tomanek i Witkowska-Żuk, 2008, zmodyfikowane), (B) obraz łyka w łodydze lipy

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 30. Terminologia orientacji i kierunków (wg Malinowski, 1987, zmodyfikowane)

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Podobnie jak w ksylemie ze względów rozwojowych wyróżniamy floem pierwotny, który z kolei dzieli się na protofloem i metafloem, oraz floem wtórny.

W organach istnieje określone ułożenie komórek o różnej budowie i funkcji. Łącznie układ ścian i protoplastów składa się na wzór tkankowy. W charakterystyce wzorów tkankowych konieczne jest określenie kierunku ułożenia elementów względem osi lub powierzchni organu, kierunku podziałów czy dojrzewania komórek. Objaśnienie terminologii z tego zakresu podaje rysunek 30.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Rozdział 2 | *Morfologia i anatomia drzew*

W budowie drzewa można wyróżnić dwie zasadnicze części: podziemną (korzeń) i nadziemną (pień i korona). Obie części są wzajemnie od siebie uzależnione i stanowią całość.

2.1. Korzeń

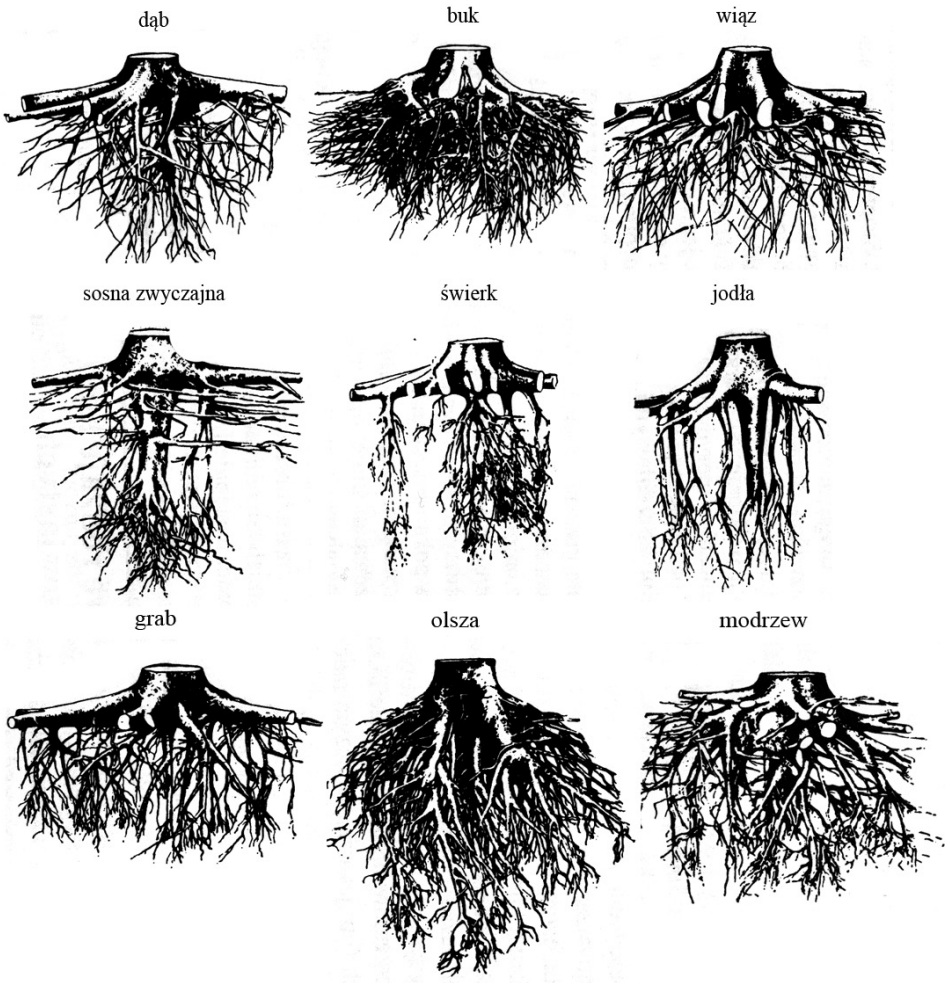
Samodzielne życie rośliny nasiennej rozpoczyna się w momencie kiełkowania nasiona, gdy korzeń zarodkowy zagłębi się w podłoże i zacznie wykorzystywać zawarte w nim składniki. Korzeń roślin spełnia zarówno funkcję mechaniczną, która polega na przytwierdzaniu roślin do podłoża, jak i fizjologiczną, polegającą na pobieraniu wody i soli mineralnych. Ponadto uczestniczy w gromadzeniu substancji zapasowych oraz rozmnażaniu wegetatywnym. Korzenie są organami zależnymi od pędu, który zaopatruje je w podstawowe związki organiczne, np. w cukry. Są jednak także miejscem syntezy wielu innych ważnych substancji, jak aminokwasy, niektóre fitohormony (gibereliny, cytokininy), alkaloidy (np. nikotyna), które z prądem transpiracyjnym odprowadzane są do organów nadziemnych. System korzeniowy roślin jest silnie rozwinięty i łączna jego masa dorównuje masie pędu, a czasem nawet ją przewyższa.

2.1.1. Morfologia korzeni

W zarodku rośliny znajduje się zawiązek korzenia, który podczas kiełkowania wyrasta w długi, walcowaty korzeń główny. Z korzenia głównego wyrastają podobne do niego korzenie boczne, rozrastające się w glebie poziomo lub ukośnie. Oprócz korzenia głównego i jego rozgałęzień rośliny wytwarzają tzw. korzenie przybyszowe. Nie występują one w zarodku, lecz dopiero później na pędach nadziemnych i podziemnych. Korzenie te rozwijają się słabiej niż korzeń główny i korzenie boczne.

W pełni wykształconym drzewie mamy do czynienia z **systemem korzeniowym**, który u poszczególnych roślin różni się kształtem, kierunkiem wzrostu oraz liczbą, kształtem i rozkładem korzeni grubych i drobnych (rys. 31). Forma, jaką przybiera system korzeniowy, jest wskaźnikiem przystosowania

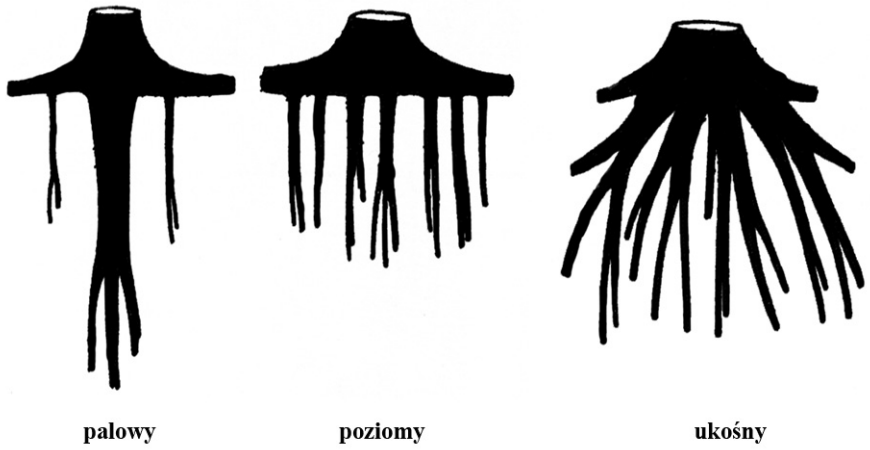
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 31. Systemy korzeniowe wybranych gatunków drzew w warunkach nieograniczonego wzrostu (wg Tomanek, 1970, zmodyfikowane)

się rośliny do warunków środowiska, w którym żyje. U większości roślin drzewiastych można wyróżnić korzeń główny, rosnący pionowo w dół, oraz zwykle krótsze i cieńsze od niego korzenie boczne, które wyrastają u nasady korzenia głównego. Taki układ korzeni nazwano **systemem korzeniowym palowym** (rys. 32). Miejsce, w którym korzeń przechodzi w nadziemną część rośliny, nazwano szyją korzeniową. Drzewa o takim systemie korzeniowym są dobrze umocowane w podłożu. Spośród rodzimych drzew typowy system palowy wykształcają sosna, jodła, dąb i jesion.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 32. Systemy korzeniowe drzew

U części roślin palowy system korzeniowy już we wczesnym etapie wzrostu ulega przekształceniu. W wyniku zmian w stożku wzrostu korzeń główny przestaje rosnąć, a z nasadowej jego części rozwijają się korzenie boczne, rozrastające się bezpośrednio pod powierzchnią ziemi. Taki system korzeniowy nazwano **poziomym** (płaskim). System ten jest charakterystyczny dla roślin rosnących na glebach płytkich lub terenach podmokłych, które z racji tego, łatwo ulegają wykrotom. Taki system korzeniowy mają topola osika oraz świerk.

Kiedy nie ma przewodniego korzenia głównego, korzenie boczne rosną równomiernie półkoliście ku dołowi, powstaje **ukośny** (sercowaty) system korzeniowy. Drzewa iglaste mają mniej rozgałęziony (4–6 korzeni), ale za to silniejszy system sercowaty, np. u modrzewia, jodły czy daglezji. U drzew liściastych z pnia wyrasta większa liczba słabszych korzeni sercowatych, silnie rozgałęziających się, np. u brzozy, lipy i graba.

Pomiędzy tymi trzema zasadniczymi typami systemów korzeniowych istnieje szereg form pośrednich, które nie są zależne jedynie od gatunku rośliny i jej wieku, lecz także od warunków środowiskowych, przede wszystkim od warunków glebowych. Na glebach żyznych o dostatecznej wilgotności korzeń główny jest krótszy, a korzenie boczne słabiej się rozrastają niż na glebach ubogich, suchych i łatwo przepuszczalnych.

Charakteryzując system korzeniowy, ocenia się także kształt, liczbę i rozkład korzeni drobnych, a cechy te warunkują intensywny (skupiony) bądź eks-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

tensywny (rozwlekły) typ wzrostu korzeni. Rośliny takie jak brzoza, grab, lipa, klon i buk wytwarzają typ intensywny, charakteryzujący się występowaniem drobnych korzeni zgrupowanych w wiązkach w pewnych miejscach. Z kolei dąb, wiąz, jodła, modrzew, sosna i świerk wytwarzają typ ekstensywny, w którym korzenie boczne rozmieszczone są pojedynczo na całej powierzchni korzenia.

Istnieje ścisła korelacja pomiędzy wzrostem systemu korzeniowego a rozwojem części nadziemnej. Drzewa rosnące na otwartej przestrzeni, które wykształciły rozłożystą koronę, mają większą masę korzeniową niż drzewa rosnące w zwarciu, które charakteryzują się koroną słabiej rozwiniętą.

W budowie każdego korzenia wyróżnić można cztery podstawowe strefy (rys. 19). Strefa wierzchołkowa obejmuje strefę wzrostu i czapeczkę. W strefie wzrostu dochodzi do intensywnych podziałów komórkowych, to w niej powstają komórki wyjściowe do tworzenia wszystkich tkanek korzenia. Strefa elongacyjna (rozrastania się) znajduje się w bezpośredniej łączności z wierzchołkiem korzenia. W strefie tej komórki początkowo izodiametryczne wydłużają się. Powyżej tego odcinka znajduje się strefa różnicowania komórek (strefa włośnikowa). W odcinku tym komórki epiblemy wytwarzają włośniki. Włośniki wielokrotnie zwiększają powierzchnię chłonną korzenia. Przykładowo sosna ma ośmiokrotnie większą powierzchnię włośników niż jodła i dwunastokrotnie większą niż świerk, rosnące w tych samych warunkach. Z tego powodu sosny mogą rosnąć w warunkach, które są niesprzyjające dla jodły i świerka, gdyż są w stanie pobrać dostateczną ilość wody i składników mineralnych z gleby. W strefie tej dochodzi także do różnicowania się komórek na tkanki stałe. Za strefą włośnikową znajduje się strefa wyrośnięta, w której dochodzi do przyrostu na grubość i wzrostu korzeni bocznych. Strefa ta stanowi najdłuższą część korzenia.

Omówione typy i układy oraz funkcja korzeni odnosi się do korzeni typowych. W rzeczywistości dochodzi do pewnych modyfikacji, przystosowujących układy korzeniowe do warunków wzrostu rośliny, oto one:

Korzenie skarpowe (przyporowe, deskowate) mają za zadanie dodatkowe umacnianie roślin w podłożu. U niektórych drzew szyja korzeniowa wystaje ponad powierzchnię ziemi, a grube korzenie pierwszego rzędu tworzą szkarpy, czyli struktury rosnące poziomo i odchodzące promieniście we wszystkich kierunkach. Taki typ korzeni występuje u wiązu szypułkowego, buka zwyczajnego i jesiona wyniosłego.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Korzenie czepne występują u roślin zakorzenionych w glebie i rosnących w górę, czepiających się różnych podpór, np. bluszcz.

Korzenie oddechowe (pneumatofory) występują u roślin rosnących na terenach bagnistych, gdzie zawartość tlenu w podłożu jest ograniczona, np. u cypryśnika błotnego. Korzenie te są bocznymi odgałęzieniami poziomych korzeni podziemnych, które wyrastają pionowo w górę ponad powierzchnię podłoża. Za ich pomocą dochodzi do wymiany gazowej, co jest możliwe dzięki specjalnej budowie anatomicznej korzenia, który na swojej powierzchni ma twory przypominające przetchlinki (pneumatody), połączone z siecią kanałów powietrznych aerenchymy.

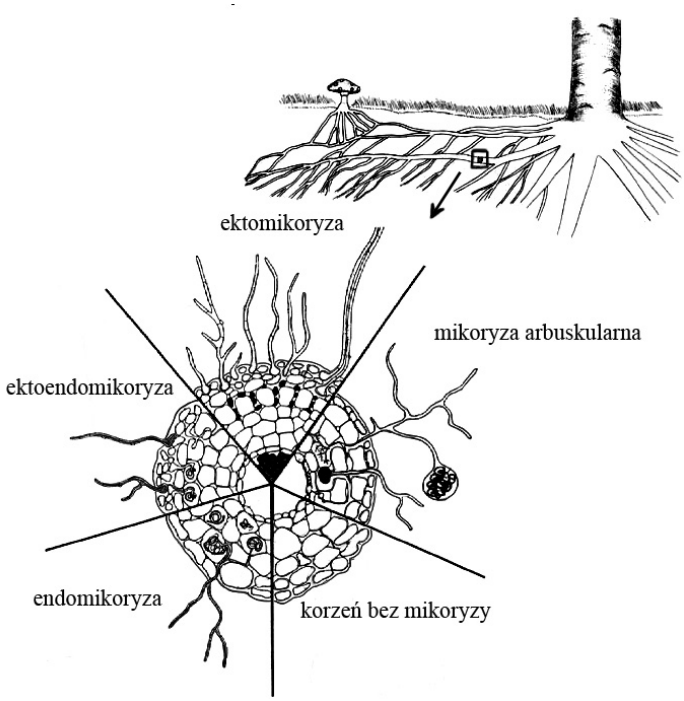
Korzenie półpasożytów występują u roślin czerpiących pewne substancje z innych roślin. Są one z nimi połączone za pomocą ssawek, które mogą być przekształconymi korzeniami. Komórki budujące takie organy wytwarzają enzymy z grup pektynaz i celulaz, rozkładające ściany komórkowe żywiciela. Umożliwia to wniknięcie do wnętrza komórek żywiciela – tkanek przewodzących, z których pobierają niezbędne im substancje. Przykładem rośliny wytwarzającej taki typ korzeni jest jemioła.

Mikoryza jest to zjawisko występujące na korzeniach wielu roślin, polegające na ich współżyciu z grzybami, z czego obaj partnerzy czerpią pewne korzyści. Grzybom mikoryza ułatwia proces zaopatrzenia w substancje odżywcze, u drzew natomiast prowadzi do zwiększenia powierzchni chłonnej oraz podniesienia odporności roślin na biotyczne i abiotyczne czynniki stresowe. Wpływ mikoryzy na fizjologię korzeni zaznacza się również w zwiększeniu dynamiki rozwojowej korzeni krótkich przez tworzenie licznych rozgałęzień korzeni mikoryzowych oraz przedłużenie ich żywotności i funkcjonalności jako korzeni ssących. Symbioza ta może mieć charakter **obligatoryjny**, tzn. drzewa nie rozwijają się prawidłowo bez mikoryzy (np. sosna, jodła, świerk, modrzew, dąb, buk, grab), lub **fakultatywny**, gdy występowanie mikoryzy uzależnione jest od różnych elementów środowiskowych, np. od żyzności gleby (np. u klona, brzozy, olszy, wiązu, jałowca, wierzby, leszczyny).

Wszystkie rodzime drzewa leśne są mikotroficzne, a badania mikotrofizmu wskazują na współżycie mikoryzowe jako warunek prawidłowego rozwoju drzewa — począwszy już od stadium kilkumiesięcznej siewki.

Ze względu na rodzaj kontaktu korzeni ze strzępkami grzyba wyróżniono trzy rodzaje mikoryzy: ektotroficzną (zewnętrzną), endotroficzną (wewnętrzną) oraz ektoendotroficzną (przejściową) (rys. 33).

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 33. Przekrój poprzeczny korzenia z mikoryzą i bez mikoryzy

Ektomikoryzy stanowią główny typ współżycia mikoryzowego naszych drzew leśnych. Tworzone są przede wszystkim przez grzyby z klasy podstawczaków (*Basidiomycetes*), przy mniej licznym udziale grzybów z klasy workowców (*Ascomycetes*). Należące do podstawczaków najbardziej popularne gatunki grzybów mikoryzowych to: borowik (*Boletus* sp.), maślak (*Suilus* sp.), mleczaj (rydz) (*Lactarius* sp.), muchomor (*Amanita* sp.), gołąbek (*Russula* sp.), gąska (*Tricholoma* sp.), pieprznik (*Cantharellus* sp.), koźlarz (*Leccinum* sp.), podgrzybek (*Xerocomus* sp.), purchawka (*Lycoperdon* sp.) i tęgoskór (*Scleroderma* sp.). Ektomikoryzy odznaczają się swoistą morfogenezą korzeni krótkich, zróżnicowaną w zależności od rośliny gospodarza i grzybowego partnera. W mikoryzie tej strzępki grzyba oplatają krótkie korzenie boczne i tworzą dookoła mufkę. Są one w stanie wniknąć do kory pierwotnej, ale rozrastają się tylko w przestworach międzykomórkowych, gdzie tworzy się tzw. sieć Hartiga. W następstwie dochodzi do zahamowania wzrostu korzenia na długość (korzenie maczugowate), przy jednoczesnym wzroście charakterystycznych

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

rozgałęzień. Funkcję włośników, które zanikają, przejmują strzępki grzyba. Ten typ mikoryzy został opisany u wielu drzew, np. sosny, jodły, modrzewia, świerka, chojny, daglezji, dębu, buka, graba, wierzby, topoli i olszy, dla których jest jednocześnie warunkiem niezbędnym dla prawidłowego wzrostu.

Endomikoryzy występują tylko u nielicznych drzew leśnych, jak np. klon, jesion, topola, oraz u różaneczników, wrzosów, wrzośców, borówek. Tworzą je grzyby z gromady *Glomeromycota*. Endomikoryzy charakteryzują się wnikaniem strzępek grzyba do wnętrza komórek kory pierwotnej korzenia. W mikoryzie wewnętrznej strzępki grzyba wnikają zarówno do przestrzeni międzykomórkowej, jak i do wnętrza komórek korzenia, nie dalej jednak niż do endodermy, a włośniki w strefie włośnikowej są zachowane. Strzępki wnikające do wnętrza komórki tworzą kłębki oraz strzępki drzewkowato rozgałęzione (arbuskule) lub pęcherzyki (wehikule). Nie ma mufki i sieci Hartiga.

Mikoryza ektoendotroficzna ma szereg cech ekto- i endomikoryzy. Ten typ symbiozy istnieje u kilku gatunków drzew, np.u brzozy, topoli i osiki.

W brodawkach korzeniowych olszy i rokitnika znajdują się symbiotyczne promieniowce (*Actinomycetes*), mające również zdolność wiązania azotu z powietrza. Rozgałęzione korzenie zawierające promieniowce tworzą kuliste ryzotamnia.

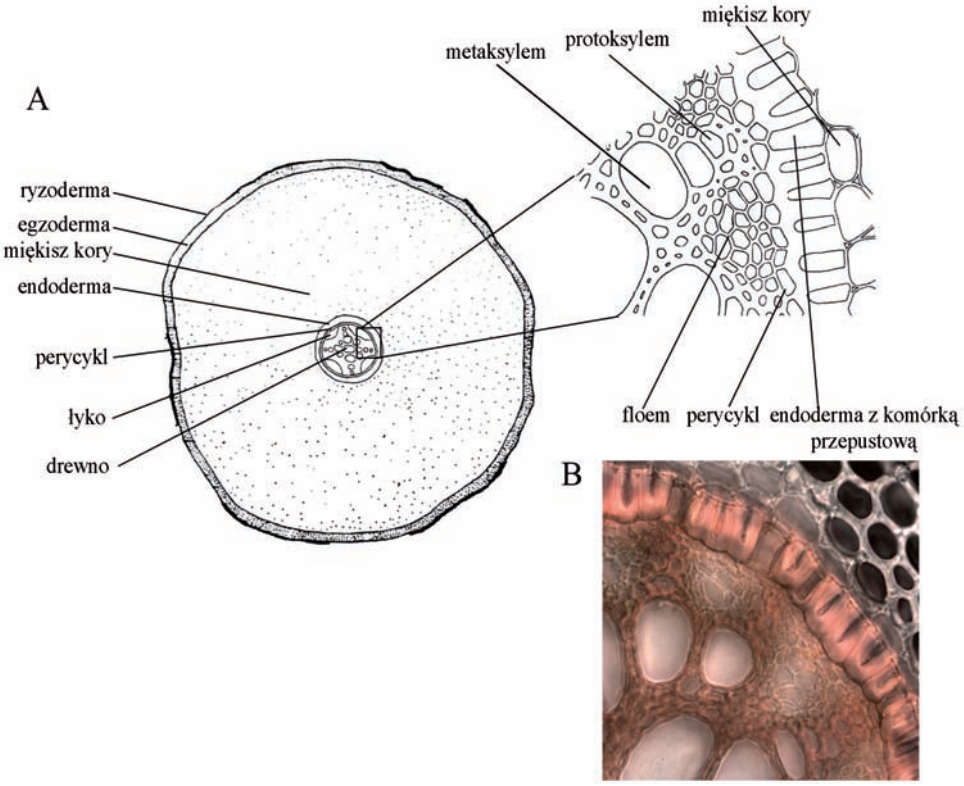
Każdy gatunek drzewa ma swoje, bogatsze lub uboższe, spektrum grzybów mikoryzowych. Do drzew o bardzo dużej liczbie grzybowych symbiontów, przekraczającej 50 gatunków, należy sosna, w przeciwieństwie do modrzewia czy limby, które charakteryzują się wysoką specjalizacją mikoryzową i tworzą mikoryzy przede wszystkim z maślakiem żółtym (*Suillus grevillei*) i maślakiem limbowym (*Suillus plorans*).

2.1.2. Budowa anatomiczna korzenia

W budowie anatomicznej korzenia wyróżnić można trzy główne warstwy: ryzodermę, korę pierwotną i walec osiowy (rys. 34).

Ryzoderma jest pierwotną tkanką okrywającą. Jest zbudowana ze ściśle do siebie przylegających, cienkościennych komórek. W strefie włośnikowej (epiblema) komórki ryzodermy wykształcaja długie wypustki, włośniki, które w znaczący sposób zwiększają powierzchnię chłonną. W strefie tej komórki ryzodermy nie są okryte kutykulą, aby nie ograniczać pobierania wody.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 34. Budowa pierwotna korzenia: (A) schemat obrazujący układ poszczególnych elementów, (B) obraz układu elementów w korzeniu bluszczu

Kora pierwotna, zbudowana z jednakowych komórek parenchymatycznych (miękiszowych), jest najszerszą warstwą. Jej pokład zewnętrzny ulega specjalizacji. W ścianach komórek odkładana jest suberyna i lignina w postaci pasemek Casparego. Kontakt wnętrza korzenia ze środowiskiem możliwy jest przez komórki przepustowe, czyli regularnie rozmieszczone komórki parenchymatyczne. Powstająca w ten sposób **egzoderma** zaczyna pełnić funkcję tkanki okrywającej, zabezpieczającej głębiej położone warstwy w momencie, gdy dochodzi do zniszczenia cienkościennych komórek ryzodermy.

Miękisz kory pierwotnej jest miękiszem chłonnym bądź spichrzowym. W nim mogą występować zespoły komórek wydzielniczych, np. epitel żywiczny.

Najbardziej wewnętrzna warstwa kory pierwotnej – **endoderma**, spełnia funkcję wewnętrznej tkanki okrywającej. Jej komórki ściśle przylegają do sie-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

bie, tworząc rodzaj pochwy dookoła walca osiowego. Ze względu na budowę wyróżniono trzy typy endodermy, przy czym u drzew liściastych jej rozwój zatrzymuje się na już na endodermie pierwszorzędowej, a u szpilkowych na drugorzędowej. Endoderma trzeciorzędowa wytwarza się jedynie u gatunków bez wtórnego przyrostu na grubość. Endoderma pierwszorzędowa (pierwotna) utworzona jest z komórek, w których na części ścian antyklinarnych i horyzontalnych dochodzi do tworzenia tzw. pasemek Casparego. Tworzenie pasemek rozpoczyna się na ścianie pierwotnej, na której odkładane są pasma substancji suberynopodobnych oraz ligniny. Taka budowa wymusza selektywne przechodzenie wody i składników mineralnych z roztworu glebowego do komórek walca osiowego przez cytoplazmę, a nie tylko przez ściany komórkowe. Dalsza modyfikacja prowadząca do wytworzenia endodermy drugorzędowej polega na odkładaniu warstwy suberyny na całej powierzchni ścian komórkowych. Na tym etapie uwidaczniają się komórki przepustowe, które nie ulegają modyfikacji. U roślin bez przyrostu wtórnego na lamelle suberynowe odkładana jest gruba warstwa celulozy, która następnie drewnieje. Kiedy celuloza jest odkładana, równomiernie powstają komórki O-kształtne, a gdy nierównomiernie, to U- lub C-kształtne. U drzew endoderma trzeciorzędowa się nie wytwarza, ponieważ wcześniej dochodzi do odróżnicowania z perycyklu komórek kambium i felogenu, co prowadzi do odcięcia i zniszczenia kory pierwotnej oraz ryzodermy.

Najbardziej zewnętrzna warstwa walca osiowego, zwana okolnicą (perycyklem), jest zbudowana z komórek parenchymatycznych. U roślin z przyrostem wtórnym perycykl ma charakter merystematyczny. W wyniku jego podziałów dochodzi do formowania korzeni bocznych, powstania felogenu oraz wytworzenia kambium. Pod perycyklem występuje tkanka przewodząca. W korzeniu układ elementów przewodzących jest naprzemianległy (promienisty), co oznacza, że występują wiązki drewna obok wiązek łyka. Korzeń może mieć budowę jedno-, dwu-, trzy-, cztero- i wielopromieniową (odpowiednio mono-, di-, tri-, tetra-, i poliarchiczną), przy czym u roślin drzewiastych występuje układ wiązek od mono- do heksarchicznej. Taki typ walca osiowego to aktynostela.

W korzeniu drewno różnicuje się dośrodkowo (centrypetalnie), tak więc elementy metaksylemu znajdują się bliżej środka korzenia, protoksylem zaś pod okolnicą. Jest to sytuacja odwrotna od tej, jaka występuje w łodydze.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Protoksylem korzenia drzew liściastych zbudowany jest z cewek i drobnych naczyń o zgrubieniach spiralnych i siatkowatych oraz z miękiszu drzewnego. W metaksylemie cewki i naczynia są znacznie większe, a towarzyszące im komórki miękiszu drzewnego często ulegają skleryfikacji. W przypadku korzenia drzew szpilkowych w drewnie brak naczyń.

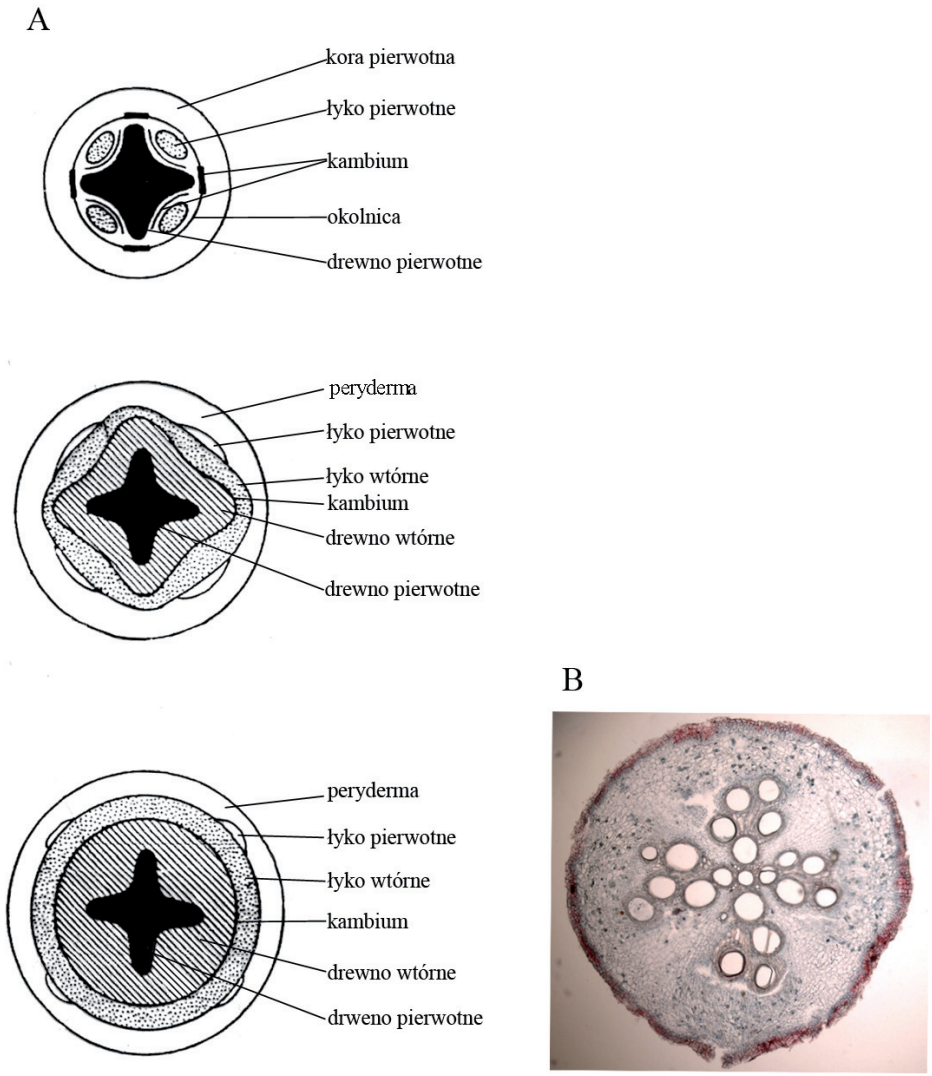
Floem różnicuje się także dośrodkowo. W skład protofloemu korzenia drzew liściastych wchodzi miękisz łykowy oraz rury sitowe, metafloem zaś budują rury sitowe, komórki przyrurkowe i miękisz łykowy. U drzew szpilkowych protofloem zbudowany jest z miękiszu łykowego, a metafloem z komórek sitowych i miękiszu łykowego.

Rdzeń jest najbardziej wewnętrzną częścią korzenia i w przypadku roślin drzewiastych elementy przewodzące metaksylemu wypełniają całe wnętrze korzenia.

Budowa wtórna korzenia związana jest z działalnością dwóch merystemów: kambium i felogenu (rys. 35). W korzeniu oba merystemy są pochodzenia wtórnego. Kambium uaktywnia się z komórek miękiszowych znajdujących się między floemem a ksylemem oraz części komórek perycyklu. Kambium zakłada się więc w postaci falistej warstwy komórek. W pierwszej kolejności podziałom ulegają komórki pod łykiem, a następnie między łykiem a drewnem, jako ostatnie zaś komórki nad protoksylemem. Taka kolejność odkładania elementów waskularnych warunkuje przekształcenie linii falistej kambium w regularny pierścień. Zatraca się także naprzemianległy układ drewna i łyka. Ponieważ kambium odkłada więcej elementów do środka korzenia, na pewnych odcinkach dzieli się antyklinarnie, odkładając na obwód komórki dające początek wtórnym promieniom rdzeniowym. Skład drewna i łyka jest taki sam jak w łodydze i jest charakterystyczny dla grup taksonomicznych. Różnice dotyczą jedynie budowy poszczególnych elementów. Elementy przewodzące charakteryzują się cieńszymi ścianami, a średnica komórek jest większa. W drewnie więcej jest komórek miękiszu drzewnego, głównie spichrzowego, spada zaś ilość elementów wzmacniających. Włókna drzewne są w korzeniu znacznie dłuższe niż w łodydze. Przyrosty roczne są mniejsze, a słoje roczne mniej wyraźne.

Drugi z merystemów, felogen, uaktywnia się z komórek perycyklu i na zewnątrz odkłada komórki różnicujące się w korek, a do środka komórki felodermy. Tak więc u roślin ze znaczącym przyrostem na grubość zniszczeniu

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 35. Kształtowanie się wtórnej budowy korzenia (A) oraz obraz wtórnej budowy korzenia (B) u bluszczu

ulegają wszystkie warstwy leżące na zewnątrz od perycyklu. W korzeniu, w wyniku aktywności fellogenu, dochodzi do wytworzenia dużej ilości felodermy, a niewielkiej felemu.

Korzenie boczne nie powstają w merystemie wierzchołkowym korzenia, lecz odróżnicowują się z okolnicy (perykambium). Zawiązki korzeni bocznych

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

tworzą się więc w wewnętrznych warstwach korzenia, a nowo powstały korzeń zmuszony jest przebić się przez korę pierwotną. Korzenie te powstają naprzeciwko protoksylemu, stąd ich ilość jest równa liczbie wiązek drewna.

Korzeń wraz z łodygą tworzą wspólną oś. Różnice w budowie anatomicznej tych dwóch organów wymusiło istnienie strefy przejściowej, w której dochodzi do reorganizacji elementów, przede wszystkim tkanki przewodzącej. Strefa przejściowa zlokalizowana jest w części podliścieniowej łodygi (hipokotylu).

2.2. Pień

Pierwszy pęd rozwija się z pąka zarodkowego podczas kiełkowania nasiona i rośnie ku górze. Już na jednorocznym pędzie oprócz pąka wierzchołkowego pojawiają się pąki boczne, które wznawiają działalność w kolejnych sezonach wegetacyjnych. W miarę wzrostu pędu następuje coraz silniejsze jego rozgałęzianie, co prowadzi w konsekwencji do wytworzenia **pnia** oraz **korony**, czyli zespołu konarów i gałęzi.

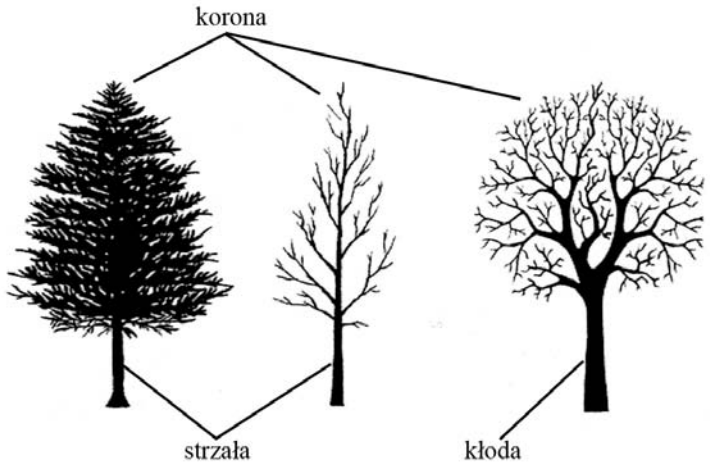
2.2.1. Morfologia pnia

Pień w życiu drzewa odgrywa nie tylko rolę mechaniczną, ale także odpowiedzialny jest za pewne procesy fizjologiczne. Jest on głównym rusztowaniem rośliny, pośredniczy w przewodzeniu substancji między korzeniami a liśćmi, na nim wytwarzane są organy asymilacyjne (liście) i organy rozmnażania generatywnego (kwiaty). W elementach budujących pień gromadzone są także substancje odżywcze niezbędne do zawiązywania pąków liściowych i kwiatowych.

Wyróżnić można dwie zasadnicze **formy pnia** (rys. 36). **Strzała** jest to forma pnia spotykana u drzew iglastych, u których linia pnia jest widoczna od podstawy drzewa aż do wierzchołka. W warunkach klimatu umiarkowanego najdłuższe strzały wykształcają drzewa iglaste, a więc: jodła, świerk, sosna, modrzew. Ich strzały osiągają w wieku 100–150 lat długość od 40 do 50 m.

Druga z form, zwana **kłodą**, wytwarzana jest przez drzewa liściaste, takie jak dąb, lipa, jarząb. Pień u tych drzew na pewnej wysokości nad ziemią rozdziela się na konary i gałęzie, przez co traci swój charakter osi głównej. Kłody drzew liściastych mają długość od 20 do 30 m. Niektóre gatunki, jak cis lub dereń, osiągają znacznie mniejszą wysokość, z kolei wysokość krzewów,

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 36. Formy pnia

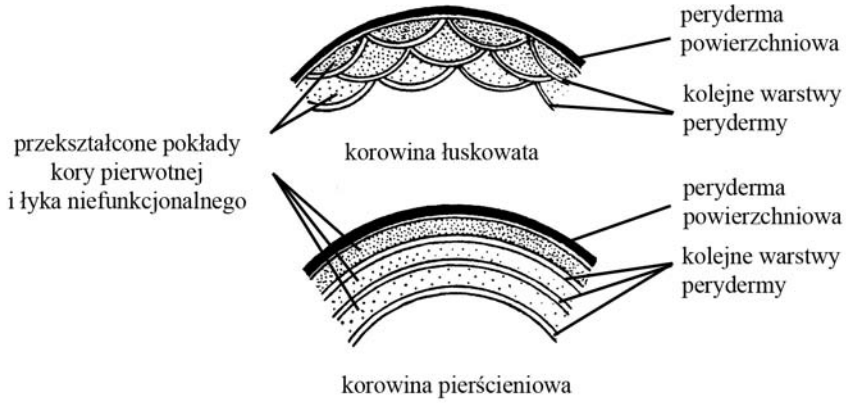
tj. leszczyny, bzu, kruszyny, trzmieliny, nie przekracza kilku metrów. Istnieją jednak drzewa liściaste tworzące strzałę, np. olsza czarna, oraz iglaste wytwarzające kłodę, np. wolno rosnące sosny.

Pnie drzew w swoim kształcie zbliżone są do stożka (pień zbieżysty) lub walca (pień pełny). W swojej budowie kształt pnia zmienia się od podstawy ku wierzchołkowi. Blisko podstawy, w miejscu zwanym szyją korzeniową, występują zgrubienia odziomkowe. Ilość wytwarzanych zgrubień jest zależna od warunków środowiska i miejsca wzrostu drzewa. Zwykle drzewa rosnące pojedynczo mają większe zgrubienia niż gatunki rosnące w zwarciu.

Kora jest warstwą zewnętrzną okrywającą łodygę i korzeń. Przyrasta ona co roku, lecz jej przyrost nie jest tak intensywny jak drewna. Młoda korowina jest cienka i gładka, w miarę upływu lat grubieje i pęka. Ponadto jej zewnętrzne partie ulegają szybkiemu starzeniu, łuszczą się i odpadają. U brzozy, dębu, modrzewia czy sosny grubość korowiny jest znaczna i może sięgać 10 centymetrów. Na każdej roślinie drzewiastej w części wierzchołkowej występuje młoda korowina, z kolei część dolna pnia jest stara i gruba. Tylko bardzo nieliczne gatunki drzewiaste zachowują gładką, niespękaną korowinę przez całe życie.

Jeśli warstwa felogenu odkłada się w postaci zamkniętego pierścienia, to powstaje korowina pierścieniowa. Z kolei, gdy nowa warstwa tworzy się wygięta łukowato do wewnątrz, powstaje korowina łuskowata (rys. 37).

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 37. Schemat tworzenia się korowiny (wg Tomanek i Witkowska-Żuk, 2008, zmodyfikowane)

Drzewa według struktury i rysunku korowiny można podzielić na kilka grup. Drzewa o gładkiej korowinie, która ulega spękaniu dopiero w okresie starzenia drzewa, np. buk pospolity, brzoza omszona, grab pospolity, jarząb pospolity, topola osika, jodła pospolita. Drzewa o korowinie, która ulega złuszczaniu tarczkami lub cienkimi płatami, np. kasztanowiec zwyczajny, sosna zwyczajna. Do kolejnej grupy należą drzewa o korowinie płytko spękanej, np. wiąz pospolity, świerk pospolity, klon pospolity, lipa drobnolistna. Ostania grupa obejmuje drzewa o korowinie głęboko spękanej, np. robinia akacjowa, wiąz polny, topola czarna, wierzba krucha.

Spękania korowiny tworzą określony rysunek charakterystyczny dla danego gatunku drzewa. Także kolor korowiny jest u różnych gatunków odmienny i wraz ze spękaniami stanowi jedną z cech rozpoznawczych danego gatunku. Wyróżniamy korowinę białą, np. brzoza brodawkowata, oliwnik wąskolistny; jasnoszarą, np. buk pospolity, olsza szara, topola osika; ciemnoszarą, np. robinia akacjowa; brunatną, np. lipa drobnolistna, olsza czarna, wiąz polny; czarno-szarą, np. klon pospolity, czeremcha zwyczajna; czerwoną, np. dereń, wierzba purpurowa; pomarańczową, np. sosna zwyczajna.

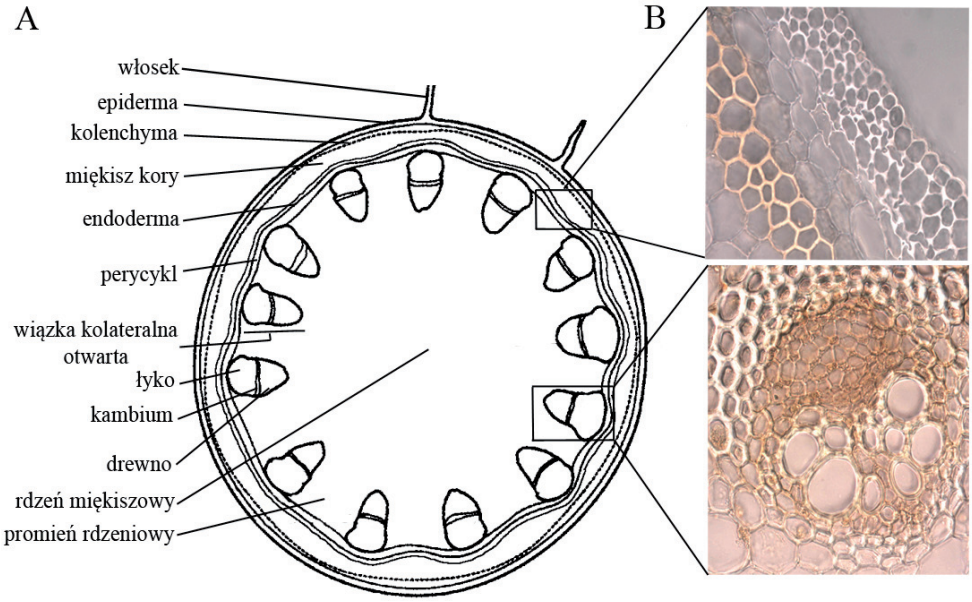
W korze niektórych roślin występują alkaloidy, np. betulina u brzozy, taksoidy u cisa, eskulina u kasztanowca, salicyna u wierzby i topoli, które nie tylko nadają korze charakterystyczną barwę, lecz stanowią także dodatkowe zabezpieczenie przed szkodnikami i patogenami.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

2.2.2. Budowa anatomiczna pnia

Powstanie odpowiedniej budowy i rozmiarów pnia jest możliwe dzięki pierwotnemu przyrostowi na długość i powtarzającemu się cyklicznie wzrostowi wtórnemu.

W budowie anatomicznej łodygi siewki drzew liściastych wyróżnić można wyraźnie zaznaczone trzy warstwy: epidermę, korę pierwotną i walec osiowy (rys. 38).



Rys. 38. Budowa pierwotna pędu drzewa liściastego (A) oraz obraz układu tkanek w siewce brzozy (B)

Epiderma jest przeważnie zbudowana z jednej warstwy żywych komórek pokrytych różnej grubości kutykulą. W miarę grubienia łodygi dochodzi do powiększenia powierzchni epidermy na skutek rozciągania lub dzielenia się komórek ścianami prostopadłymi do obwodu łodygi. U niektórych drzew do takich podziałów dochodzi także w kolejnym sezonie wegetacyjnym, np. u derenia, kaliny i klonu jesionolistnego.

Korę pierwotną budują komórki miękiszu zasadniczego, rzadziej spichrzowego. Komórki te w partiach subepidermalnych mogą zawierać chloroplasty, tworząc tzw. chlorenchymę. Elementami wzmacniającymi są zarówno

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

kolenchyma, jak i sklerenchyma. Kolenchyma jest zlokalizowana w zewnętrznych partiach kory pierwotnej, w postaci jednolitego pierścienia lub grup komórek (hipoderma kolenchymatyczna). Ponieważ jej komórki mogą zawierać chloroplasty, poza funkcją wzmacniającą są one zaangażowane także w proces fotosyntezy. Sklerenchyma występuje w głębszych warstwach kory pierwotnej w postaci skupień kilku komórek. Najbardziej wewnętrzna warstwa kory pierwotnej, pochwa skrobiowa, zbudowana jest z regularnie ułożonych komórek, które zawierają duże ziarna skrobi.

Na **walec osiowy** składają się trzy pokłady komórek: okolnica, tkanka waskularna oraz rdzeń. Okolnica jest najbardziej zewnętrzną warstwą walca osiowego. Może być jednowarstwowa, budują ją wtedy komórki miękiszowe (parenchymatyczne), lub wielowarstwowa, w której komórki sklerenchymatyczne występują bardziej zewnętrznie, a komórki parenchymatyczne głębiej (dośrodkowo).

Tkanka waskularna występuje u drzew liściastych w formie wiązek przewodzących kolateralnych otwartych. Zarówno drewno, jak i łyko pierwotne budują dwie frakcje, odpowiednio protoksylem i metaksylem oraz protofloem i metafloem. W skład protoksylemu wchodzą cewki, kilka niewielkich naczyń o zgrubieniach pierścieniowych i spiralnych oraz komórki miękiszu drzewnego. Na metaksylem składają się dobrze wykształcone naczynia o zgrubieniach siatkowatych i jamkowatych, cewki, miękisz drzewny i włókna drzewne. Pierwsze najstarsze elementy protoksylemu powstają w dośrodkowej części wiązki, a następnie różnicowanie zachodzi w kierunku odśrodkowym (centryfugalnie), tak że metaksylem znajduje się przy prokambium.

W skład protofloemu wchodzą jedynie komórki miękiszu łykowego, które ulegają silnemu rozciąganiu, a następnie są zgniatane przez powstający metafloem. Metafloem jest frakcją łyka dobrze wykształconą, na którą składają się rury sitowe, komórki przyrurkowe, miękisz łykowy i włókna łykowe. Różnicowanie się łyka zachodzi od zewnątrz do środka, czyli dośrodkowo (centrypetalnie), w wyniku czego najpóźniej wytworzone elementy metafloemu znajdują się bliżej prokambium. Pomiędzy drewnem a łykiem występuje kambium wiązkowe, będące pozostałością prokambium. Poszczególne wiązki przewodzące ułożone są w pierścieniu (eustella), a pasma miękiszu pomiędzy nimi są pierwotnymi promieniami rdzeniowymi. Z miękiszu promieni może uaktywniać się merystem wtórny – kambium międzywiązkowe.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

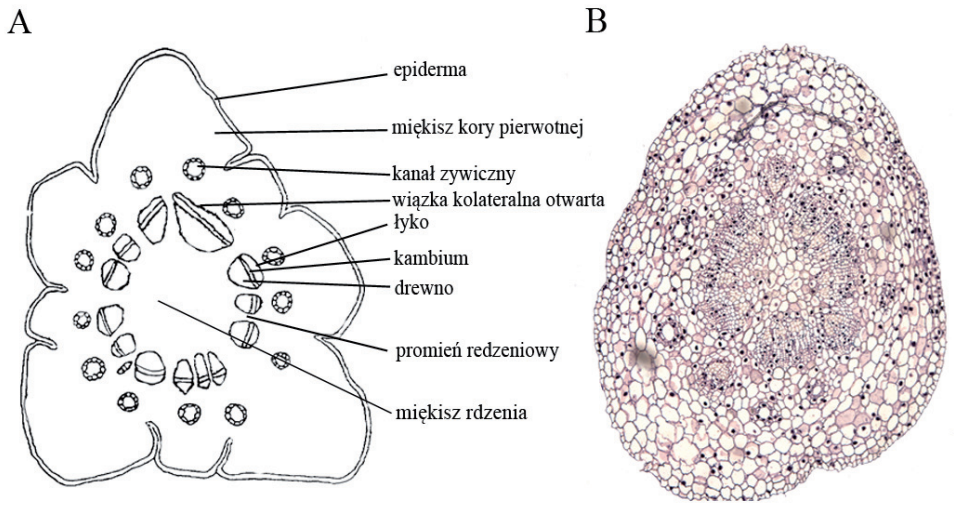
Rdzeń, zajmujący środkową część łodygi, mogą tworzyć żywe komórki miękiszowe lub martwe komórki o cienkich lub grubych ścianach. Zewnętrzna część rdzenia, zwana koroną rdzeniową, zbudowana jest z komórek miękiszowych i włókien sklerenchymatycznych, np. u platana. U niektórych roślin drzewiastych w środku łodygi występuje kanał rdzeniowy, który otoczony jest martwymi komórkami rdzenia.

W budowie anatomicznej siewki drzew szpilkowych istnieją różnice w stosunku do łodygi siewek drzew liściastych, które dotyczą elementów składowych kory pierwotnej i walca osiowego (rys. 39). Luźno ułożone komórki miękiszowe tworzą korę pierwotną, w której mogą występować kanały żywiczne, zbudowane z epitelu żywicznego otoczonego włóknami sklerenchymatycznymi. W korze pierwotnej brak elementów wzmacniających, nie ma też typowej endodermy, chociaż u wielu roślin szpilkowych występuje pochwa skrobiowa, stanowiąca najbardziej wewnętrzną część kory pierwotnej. Walec osiowy zbudowany jest z komórek miękiszowych, pomiędzy którymi występują elementy przewodzące, tworzące różniące się wielkością wiązki kolateralne otwarte. Wiązki ułożone są w regularnym pierścieniu, pomiędzy nimi występuje miękisz promieni rdzeniowych (diktiostela). Drewno drzew szpilkowych składa się z niewielkiej ilości miękiszu oraz wyłącznie cewek. Parenchyma ksylemu dzieli się na parenchymę osiową oraz parenchymę promieni rdzeniowych. Ilość miękiszu jest niewielka i wynosi u sosny ok. 3,5%, a u jodły 7%. Miękisz osiowy u cisowatych i cyprysowatych jest rozproszony równomiernie pomiędzy cewkami. Z kolei u sosnowatych miękisz zlokalizowany jest przy kanałach żywicznych. Łyko roślin nagozalążkowych tworzą komórki sitowe oraz miękisz łykowy. Elementy wzmacniające w postaci włókien łykowych można spotkać tylko u cisowatych, cypryśnikowatych i cyprysowatych, a komórki kamienne u świerka i jodły. U niektórych szpilkowych występują komórki albuminowe (komórki Strassburgera), w których gromadzone są białka. Miękisz łykowy może występować w postaci skupień dookoła kanałów żywicznych lub w postaci pasm pojedynczych komórek między komórkami sitowymi.

Rdzeń zbudowany jest z komórek miękiszowych, w których mogą być gromadzone materiały zapasowe. Bardzo często komórki te wypełnione są taninami.

Przyrost wtórny na grubość rozpoczyna się z chwilą przekształcenia prokambium w kambium i jego aktywacji oraz odróżnicowania felogenu

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 39. Budowa pierwotna pędu drzewa szpilkowego (A) oraz obraz układu tkanek w siewce sosny (B)

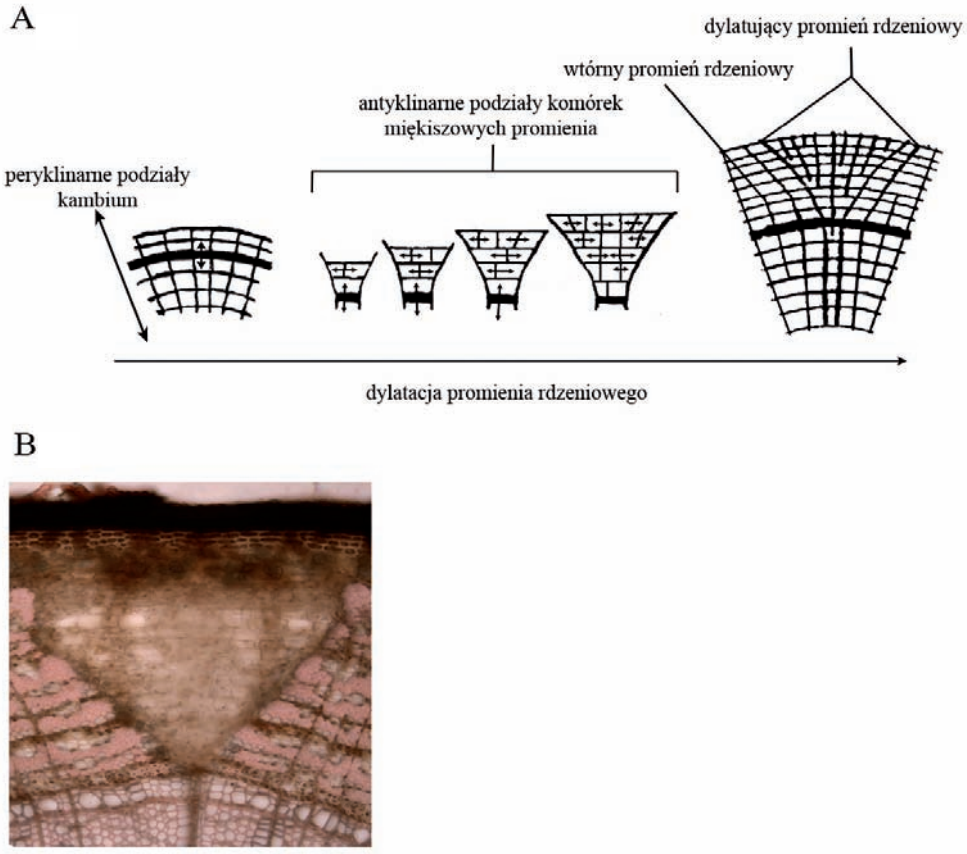
i tworzeniu wtórnej tkanki okrywającej. Działalność tych dwóch tkanek merystematycznych prowadzi do znaczących zmian w budowie anatomicznej i morfologicznej rośliny.

W kambium wyróżnić można dwa rodzaje komórek: wrzecionowate komórki inicjalne elementów przewodzących oraz izodiametryczne komórki inicjalne promieni rdzeniowych. Długość wrzecionowatych komórek inicjalnych zwiększa się z wiekiem z 1 do 4 mm. W wyniku działania kambium wrzecionowatego na zewnątrz odkładana jest niewielka ilość łyka wtórnego, a do środka znacznie większa ilość drewna wtórnego. Elementami łyka u drzew iglastych są komórki sitowe i miękisz łykowy, a u drzew liściastych rury sitowe, komórki przyrurkowe, miękisz łykowy i włókna łykowe. Elementy łyka są odkładane na przemian warstwami. Z czasem dochodzi do wytworzenia łyka nieaktywnego, którego elementy są zwiotczałe lub zgniecione, a pola sitowe pokryte kalozą ostateczną. Elementami drewna u drzew szpilkowych są cewki i miękisz drzewny, a u liściastych naczynia, cewki, miękisz drzewny i włókna drzewne.

Kambium izodiametryczne dzieli się w kierunku promieniowym oraz skośnym, co prowadzi do rozrastania pierścienia kambium, zapobiegając jego rozerwaniu na skutek odkładania większej ilości drewna do wnętrza. U drzew

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

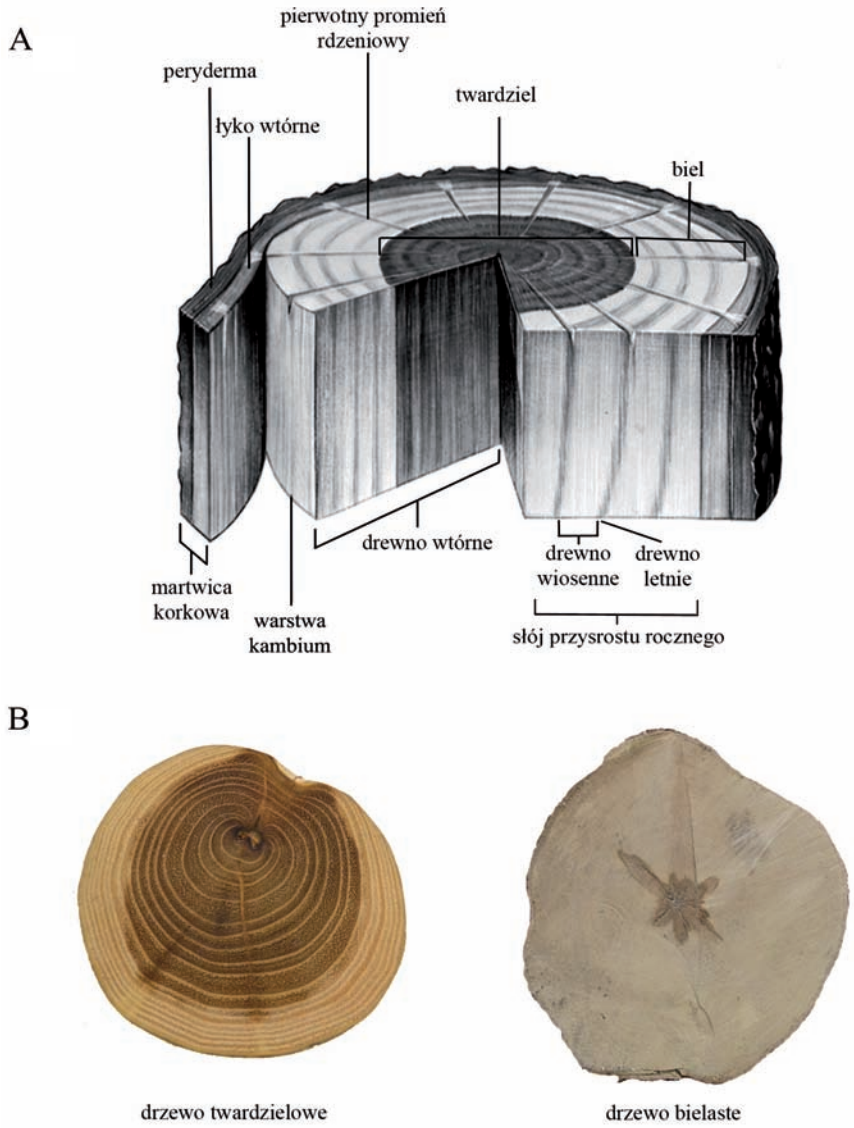
liściastych z powodu nierównomiernego rozrastania łyka oraz drewna dochodzi także do rozciągania i podziałów komórek, które znajdują się na zewnątrz kambium. Pewne komórki uzyskują zdolność do podziałów, tworząc w ten sposób **merystem dylatacyjny**. Merystem dylatacyjny tworzy się głównie z komórek miękiszowych promieni rdzeniowych (rys. 40). Taka dylatacja zachodzi u lipy, orzecha czy topoli. U kasztana rozciąganiu i podziałom ulegają komórki miękiszu łykowego. U roślin, które wytwarzają perydermę głębinową, łyko nieaktywne wchodzi w skład martwicy korkowej, a procesowi dylatacji podlega kambium oraz felogen.



Rys. 40. Proces dylatacji: (A) schemat obrazujący etapy dylatacji, (B) obraz dylatującego pierwotnego promienia rdzeniowego u lipy

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

U roślin z naszej strefy klimatycznej następstwo pór roku wpływa na działalność merystemów. Merystemy rozpoczynają swoją działalność wczesną wiosną (marzec), a kończą w połowie lata (sierpień). Różnice w aktywności kambium prowadzą do powstania elementów drewna o różnej wielkości, co można zaobserwować w postaci słojów przyrostu rocznego (rys. 41).



Rys. 41. Budowa wtórna pnia: (A) schemat budowy wtórnej, (B) obraz przekroju poprzecznego przez drzewo bielaste i twardzielowe

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

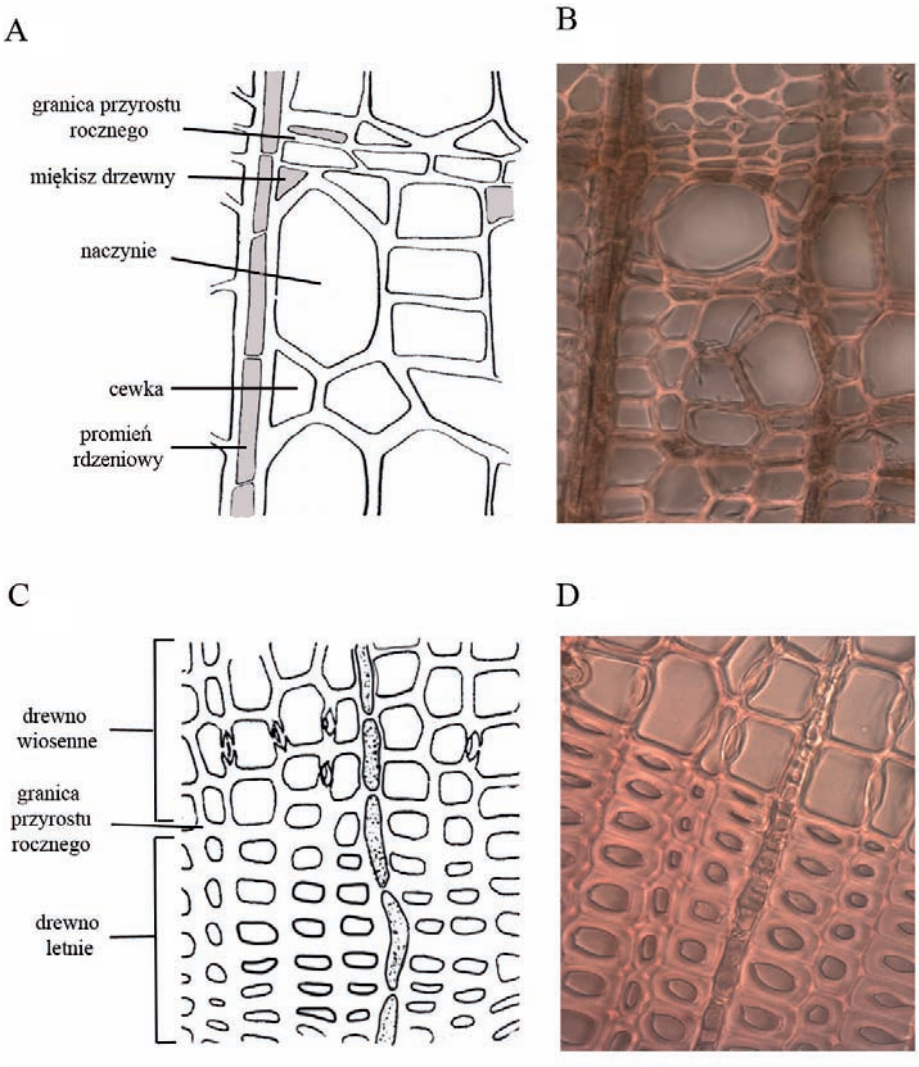
Przyrosty roczne są zależne od gatunku rośliny, zaopatrzenia w substancje pokarmowe oraz panujących w danym sezonie warunków atmosferycznych. Na podstawie liczby słojów przyrostów rocznych można określić wiek drzewa. Jednak od reguły tej zdarzają się wyjątki. Może dochodzić do zastoju w działalności kambium lub parokrotnego wznawiania działalności. Jest to regulowane czynnikami środowiskowymi, np. sąsiedztwem innych drzew, opadami i drastycznymi zmianami temperatury. W rezultacie mogą powstawać dodatkowe, fałszywe słoje.

U niektórych drzew, określanych jako rośliny pierścieniowonaczyniowe, można zaobserwować różnice w budowie drewna wytwarzanego wiosną (drewno wiosenne, wczesne) i latem (drewno letnie, późne) (rys. 42).

Drewno wczesne jest jaśniejsze, co wynika z budowy komórek, które mają dużą średnicę i cieńsze ściany, a jamki lejkowate występują na ścianach promienistych. Pełni ono funkcję przewodzącą, spichrzową i wzmacniającą. Z kolei drewno późne jest ciemniejsze, komórki mają zmniejszone światło komórki, a ściany komórkowe są bardzo grube. Drewno to pełni głównie funkcję wzmacniającą. Ma to związek z przepływem wody zintensyfikowanym w okresie wiosennym, przy odtwarzaniu utraconych organów i rozbudowie rośliny, oraz zmniejszeniem tego przepływu w okresie letnim. W konsekwencji tego obserwowana jest gradacja komórek, umożliwiająca rozdzielenie od siebie poszczególnych okresów wegetacji rośliny. Różnice pomiędzy drewnem wiosennym i letnim są bardzo wyraźne u dębu, wiązu, jesiona oraz drzew szpilkowych.

W drewnie późnym występuje też większość wtórnych kanałów żywicznych, np. u sosen, modrzewi, świerków, daglezji, a brak ich u jałowców i cisów. W przypadku jodły, cedru i chojny elementy te mogą pojawić się jedynie w drewnie wtórnym, w następstwie zranienia drzewa, jako przewody traumatyczne. Na kanał żywiczny składają się komórki epitelu żywicznego, pomiędzy którymi część blaszki środkowej ulega rozpuszczeniu, co prowadzi do powstania przestworu międzykomórkowego typu schizogenowego (rys. 43). Kanały żywiczne mają przebieg pionowy i poziomy, a w miejscu złączenia dochodzi do zaniku ścian komórkowych, co prowadzi do powstania systemu połączonych ze sobą kanałów. Epitel żywiczny tworzą komórki różniące się grubością ścian. U sosny występuje epitel cienkościenny, którego komórki obumierają, gdy dochodzi do zaczopowania elementów przewodzących i tworzeniu twardzieli. U pozostałych roślin epitel jest grubościenny. Liczba

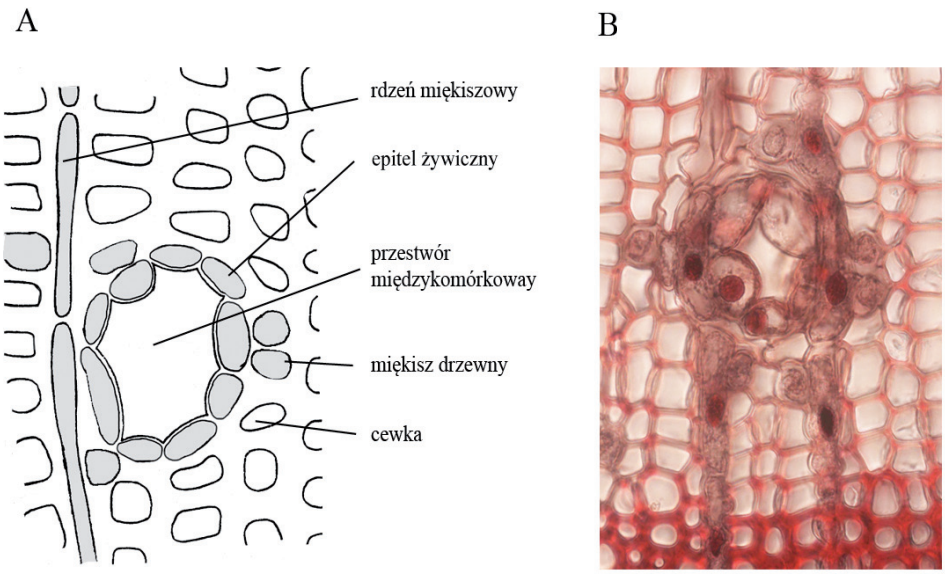
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 42. Budowa drewna wtórnego: schemat układu elementów drewna u drzew rozpierzchłonaczyniowych (A) i pierścieniowonaczyniowych (C) oraz obraz układu tych elementów w drewnie brzozy (B) i sosny (D)

kanałów żywicznych jest zmienna i uzależniona od panujących warunków środowiskowych w danym sezonie wegetacyjnym. Niekorzystne warunki, a przede wszystkim silne wiatry, ucisk, zranienia, przyczyniają się do powstawania nowych przewodów żywicznych.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 43. Budowa kanału żywicznego: (A) schemat układu elementów (wg Tomanek i Witkowska-Żuk, 2008, zmodyfikowane), (B) obraz kanału żywicznego u sosny

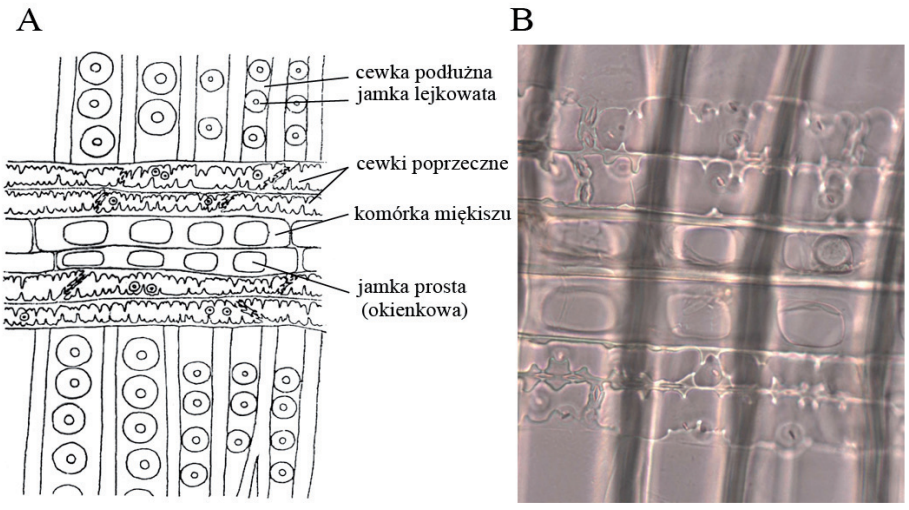
Do drugiej grupy drzew, określanych jako rośliny rozpierzchłonaczyniowe, należą olchy, topole, brzozy i graby. U drzew tych nie istnieje wyraźna granica pomiędzy drewnem wiosennym i letnim, a elementy drewna, głównie naczynia o jednakowej średnicy, są rozmieszczone w całym przyroście rocznym (rys. 42).

Promienie rdzeniowe u drzew liściastych mogą być jedno- lub wielorzędowe. Zbudowane są one z komórek miękiszowych jednego typu (promienie homocelularne) albo dwóch typów – leżące i stojące (promienie heterocelularne). W promieniach rdzeniowych mogą występować przewody wydzielnicze (przewody gumowe), które zawierają olejki eteryczne, gumy, śluzy i żywice. W większości wypadków przewody te powstają wskutek uszkodzeń mechanicznych, ataku patogena bądź żerowania szkodników. W następstwie rozkładu substancji budujących ścianę komórkową dochodzi do syntezy gum i śluzów, co prowadzi do degeneracji komórek. Zabiegi te mają zabezpieczyć uszkodzoną tkankę przed procesem infekcji.

U drzew szpilkowych promienie rdzeniowe są jednorzędowe, z wyjątkiem promieni wrzecionowatych, które zawierają kanały żywiczne. Promień

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

rdzeniowy, biegnący przez drewno, różni się od tego występującego w łyku. W łyku budują go, znajdujące się w centralnej części promienia, wydłużone w kierunku tangencjalnym komórki miękiszowe zawierające skrobię (komórki leżące) oraz leżące peryferycznie komórki pozbawione skrobi i wydłużone w kierunku promieniowym (komórki stojące). Komórki promieniowe w drewnie są zróżnicowane na centralnie ułożone komórki miękiszowe zawierające skrobię i charakterystyczne duże jamki proste (jamki okienkowe) oraz rozmieszczone na brzegach martwe cewki poprzeczne (rys. 44). U niektórych roślin, np. sosny i modrzewia, komórki te mają charakterystyczne wpuklenia (listwy) ściany wtórnej. Budowa jamki okienkowej może być cechą odróżniającą drewno rozmaitych gatunków drzew szpilkowych. U sosny są jamki pinoidalne, u świerka – piceoidalne, jodły, żywotnika, cisa, sekwoi – taksoidalne, a u jałowca – kupresoidalne. Jamki te występują w polu skrzyżowań komórki miękiszowej promienia rdzeniowego oraz cewki podłużnej.



Rys. 44. Budowa promienia rdzeniowego u drzewa szpilkowego: (A) schemat obrazujący układ elementów w drewnie, (B) obraz promienia rdzeniowego u sosny

Z upływem lat, w wyniku zmian w budowie elementów drewna, dochodzi także do zmian w jego funkcji. Drewno zlokalizowane w zewnętrznych partiach pnia, spełniające funkcję przewodzącą, spichrzową i wzmacniającą, nazywamy **bielem** (rys. 42). Grubość bielu jest mniej więcej stała w obrębie

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

gatunku, jednak pomiędzy gatunkami i rodzajami mogą występować znaczące różnice. Naczynia i cewki położone w głębszych partiach drewna tracą zdolność przewodzenia wody. Komórki miękiszu drzewnego drewnieją, a następnie zamierają. Drewno takie nazywamy **twardzielą**. Twardziel powstaje u roślin, które mają miękisz przynaczyniowy i przycewkowy oraz odpowiedniej wielkości jamki lejkowate. Miękisz częściowo wnika przez jamki do naczyń i cewek, tworząc pęcherzykowate wyrostki (wcistki). Wcistki mogą całkowicie wypełnić elementy przewodzące, zamykając ich światło. Twardziel pełni funkcję wzmacniającą, a dzięki odkładaniu w komórkach gum, żywic, barwników, garbników, związków terpenowych jest odporna na działanie patogenów. Odkładane substancje mogą nadawać twardzieli ciemne zabarwienie. Rośliny drzewiaste dzielimy na twardzielowe, które twardziel wytwarzają, oraz bielaste, które jej nie wytwarzają. Twardziel jasną wytwarzają buki, lipy, jodły i świerki, a twardziel ciemną dęby, orzechy włoskie, robinie, sosny, modrzewie, jałowce, cisy i chojny. Do drzew bielastych zaliczamy brzozy, graby, klony, olchy, topole i wierzby.

Ponieważ drzewa bielaste przewodzą całą powierzchnią drewna, nie istnieje u nich konieczność wytwarzania na wiosnę elementów o większej średnicy. Stąd drzewa bielaste należą do roślin rozpierzchłonaczyniowych. Z kolei u drzew twardzielowych część drewna jest nieczynna, więc aby sprostać wymaganiom wodnym, na wiosnę wytwarzają elementy o większej średnicy. Drzewa twardzielowe należą do roślin pierścieniowonaczyniowych.

U pewnych gatunków drzew bielastych (np. wierzba, topola osika) oraz z jasną twardzielą (np. buk) dochodzi do pojawienia się grzybni w środkowej części pnia, czego konsekwencją jest szare zabarwienie wnętrza, tzw. **twardziel fałszywa**. Proces infekcji prowadzi ostatecznie do rozkładu komórek i powstania dużych przestworów międzykomórkowych.

U drzew twardzielowych komórki rdzenia drewnieją, a protoplast obumiera. U pewnych gatunków obumieranie komórek rdzenia zachodzi już w pierwszym roku, przed wytworzeniem twardzieli (np. jesion, bez czarny, orzech). U innych drzew komórki miękiszowe rdzenia pełnią funkcję magazynującą i pozostają żywe do momentu wytworzenia twardzieli (np. buk, dąb, sosna).

U większości roślin drzewiastych epiderma spełnia swoją funkcję jedynie przez kilka lub kilkanaście tygodni, a następnie jej funkcję przejmuje wtórna tkanka okrywająca – peryderma.

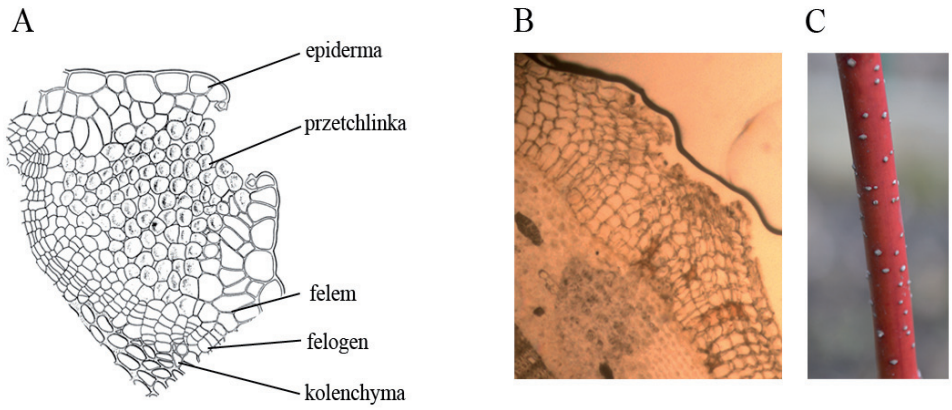
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Felogen może zakładać się w zewnętrznych partiach organu, dając początek perydermie powierzchniowej lub w warstwach wewnętrznych, powstaje wtedy peryderma głębinowa. Czas powstawania perydermy jest specyficzny dla danego osobnika. U większości drzew liściastych peryderma początkowa powstaje w pierwszym roku życia, po zakończeniu wzrostu wydłużeniowego. Wyjątkiem są niektóre gatunki klonów, u których pierwszy felogen zakłada się po kilku lub kilkunastu latach. W przypadku perydermy początkowej – powierzchniowej aktywność merystematyczną uzyskują komórki kolenchymy i miękiszu występujące w korze pierwotnej. Jednakże u niektórych roślin felogen powstaje z epidermy (np. u wierzb), wtedy powierzchnia pędu pozostaje gładka i nie ulega złuszczeniu. Peryderma początkowa może funkcjonować przez wiele lat, np. u dębu (do 30 lat), olchy (15–20 lat), lipy (10–12 lat), sosny (8–10 lat), a nawet przez całe życie rośliny, np. u buka. Wymusza to oczywiście okresowe podziały antyklinarne felogenu, celem utrzymania obwodu merystemu. Przeważnie jednak perydermę początkową zastępuje peryderma wtórna, która zakłada się w głębszych warstwach organów. Powstanie perydermy powoduje odcięcie i zamieranie komórek, które pozostały na zewnątrz od miejsca założenia. Tworzy się w ten sposób **martwica korkowa**, która wskutek przyrostu organu na grubość początkowo ulega rozciąganiu, a następnie pękaniu i okresowemu złuszczaniu. Gdy felogen tworzy nieprzerwany jednolity pierścień, to martwica korkowa ma również kształt pierścienia, tzw. kora pierścieniowa u cyprysów, powojników, winorośli i modrzewi. Z kolei felogen łuskowaty zbudowany jest z zachodzących na siebie pokładów, które generują korę łuskowatą. Jej złuszczenie następuje na skutek pękania cienkościennych komórek – feloidów. Kora łuskowata występuje np. u platana.

U drzew szpilkowych felogen pierwotnie powstaje z warstw subepidermalnych, tworząc nieprzerwany pierścień, który na zewnątrz odkłada komórki korka. U roślin szpilkowych występuje kilka rodzajów korka. Jest korek właściwy cienkościenny u żywotnika, jałowca, daglezji, korek właściwy grubościenny u jodły oraz korek właściwy cienkościenny i korek kamienny u modrzewia. U sosny i świerka występuje z kolei korek kamienny, korek gąbczasty i korek właściwy flobafenowy.

W budowie wtórnej za wymianę gazową odpowiadają przetchlinki (rys. 45). Układ komórek w przetchlinkach jest luźny, z dużą liczbą prze-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 45. Budowa i rozmieszczenie przetchlinek: (A) schemat budowy, (B) obraz przetchlinki u derenia, (C) rozmieszczenie przetchlinek na pniu

stworów międzykomórkowych, połączonych z przestworami we wnętrzu łodygi. Ze względu na szczegóły budowy wyróżnić można trzy zasadnicze typy przetchlinek. Typ pierwszy, w którym komórki cienkościenne są luźno rozmieszczone i ułożone naprzemiennie z komórkami grubościennymi, występuje u topoli i magnolii. W typie drugim komórki cienkościenne, nieskorkowaciałe są ułożone luźno, a pod koniec sezonu wegetacyjnego wytwarzana jest warstwa komórek skorkowaciałych. Taki układ jest spotykany u dębu, bzu, lipy i jesiona. W trzecim typie, występującym u buka, brzozy i robinii w każdym sezonie wegetacyjnym, tworzy się wiele warstw luźno ułożonych, nieskorkowaciałych komórek, poprzedzielanych kilkoma rzędami komórek skorkowaciałych.

U roślin wytwarzających grube pokłady korka przetchlinki występują poniżej jego powierzchni (np. u dębów i wiązów). Pod koniec sezonu wegetacyjnego przetchlinki są zamykane warstwą komórek ściśle przylegających do siebie.

W wyniku przyrostu pnia na grubość dochodzi do zjawiska **obrastania pędów bocznych** i tworzenia się sęków. Nasady pędów bocznych obrasta drewno pnia, co w znaczący sposób ogranicza możliwości ich wzrostu. Gdy gałąź zamiera, jej nasada zatopiona w drewnie łodygi także obumiera. Gdy gałąź była żywa przez dłuższy czas, wtedy sęki tkwią mocno w łodydze, jeśli obumarła szybko, wówczas są luźne i łatwo wypadają.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Jeśli pień młodych roślin przetniemy poprzecznie (prostopadle do jego osi), to przekrój jest zbliżony do koła, w środku którego przebiega rdzeń. U starszych osobników przekrój poprzeczny pnia przyjmuje zarys owalny. Jest to spowodowane powstawaniem większej liczby komórek drewna i tworzeniem szerszego słoja w miejscu, gdzie tworzy się drewno reakcyjne. Przyczyną wytwarzania się tego rodzaju drewna jest jednoczesne działanie ciśnienia i siły ciężkości. Jego powstawanie jest wymuszone po stronie pochylonej pnia lub na wygiętych pniach i gałęziach. Jest odkładane asymetrycznie i ulega rozprężeniu, przez co kompensuje opadanie pni i gałęzi pod ich własnym ciężarem. Podczas tworzenia tego drewna komórki kambium w danym obszarze pnia ulegają częstszym podziałom. Wyróżnia się dwa typy drewna reakcyjnego: drewno naciskowe (hipoksyliczne, kompresyjne, rozprężające się) i drewno napięciowe (epiksyliczne, tensyjne, nierozprężające się). U drzew szpilkowych słoje roczne są najszersze od spodu gałęzi i w części pnia zwróconej ku ziemi (drewno kompresyjne). Proces rozprężania zależy od zawartości kalozy i jej pęcznienia. Drewno kompresyjne występuje także u nielicznych drzew liściastych, np. bukszpana i wrzosa. Jednak u większości drzewiastych roślin liściastych odpowiednikiem drewna kompresyjnego jest drewno tensyjne, zbudowane przede wszystkim z cewek włóknistych oraz zmienionych włókien drzewnych. Zmiany w budowie dotyczą głównie wtórnej ściany komórkowej, która nie ulega drewnieniu. Powstaje w ten sposób pokład żelatynowy. Warstwa ta w trakcie dojrzewania ulega nieodwracalnym zmianom, które polegają na krystalizacji celulozy i zmniejszaniu się zdolności do zatrzymywania wody. Powoduje to kurczenie się drewna tensyjnego. Dlatego w gałęziach i pochylonych pniach drzew liściastych najszersze słoje powstają po górnej stronie gałęzi, a w pniu po stronie wygiętej.

2.3. Korona

Cechą charakterystyczną drzew jest tworzenie się korony, czyli rozgałęzień, zespołu konarów i gałęzi. Sposób osadzenia korony na pniu jest cechą gatunkową, która podlega silnej modulacji przez warunki środowiskowe. Korona może być osadzona na pniu na różnej wysokości nad ziemią. Drzewa rosnące pojedynczo na otwartej przestrzeni mają korony osadzone nisko, a gatunki rosnące w zwarciu mają koronę osadzoną wysoko, a dolna część pnia jest pozbawiona gałęzi.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Także **pokrój drzewa,** który oznacza jego kształt, zależy od gatunku, rodzaju siedliska oraz warunków wzrostu. Wyróżnić można:

1) **formy wyniosłe** o pokroju nieregularnym, stożkowatym, kolumnowym;
2) **formy kuliste** o pokroju eliptycznym, kulistym, jajowatym, odwrotnie jajowatym;
3) **formy zwisające** o pokroju malowniczym, kopulastym, parasolowatym;
4) **formy rozesłane** (płożące, ścielące się) o pokroju nieregularnym, płaskowalcowatym, płaskostożkowatym, płaskokopulastym (rys. 46).

2.3.1. Pąki i pędy

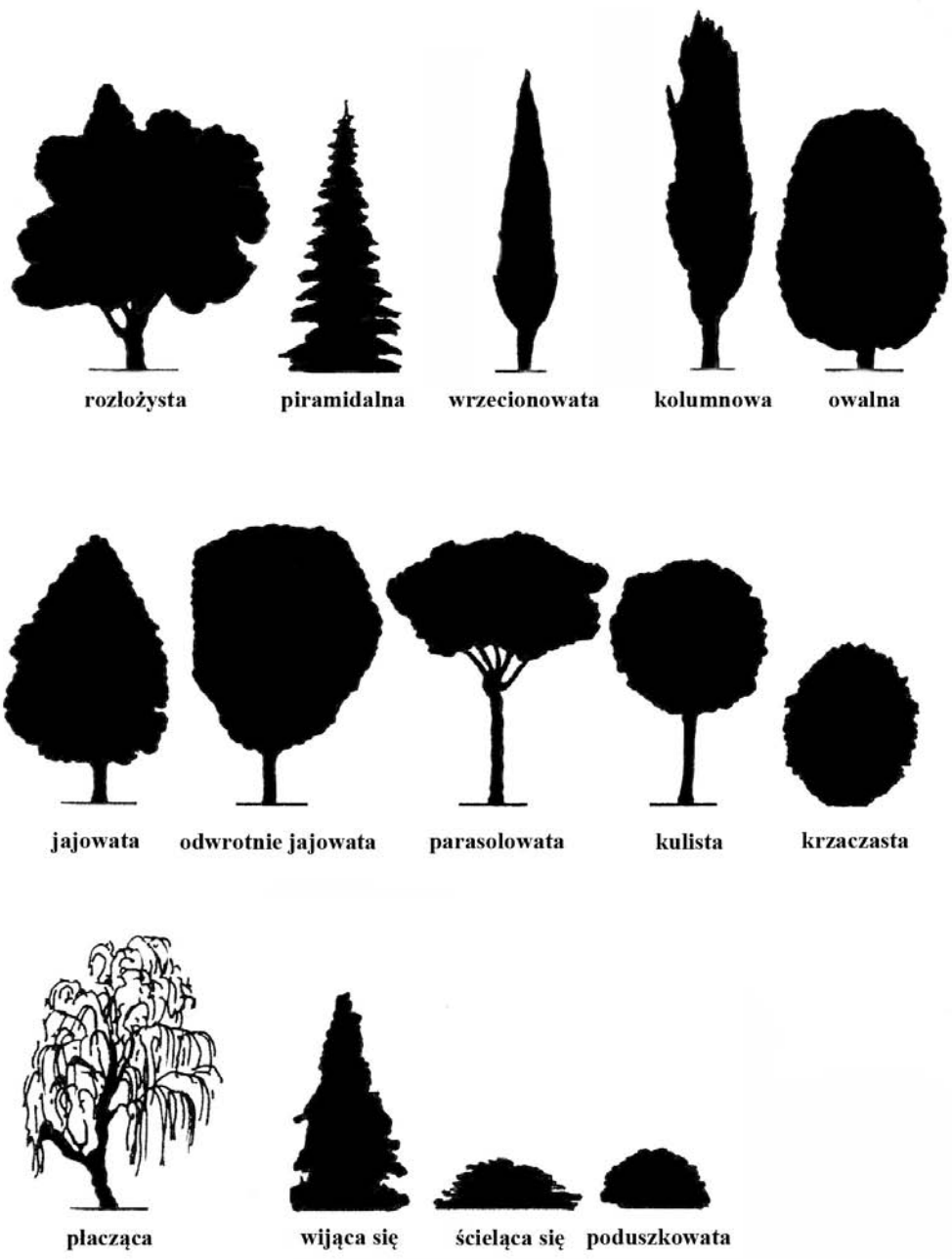
Rośliny drzewiaste są zdolne do wielokrotnego powtarzania cykli swojego rozwoju rocznego. W procesach tych najważniejszą rolę odgrywają **pąki**, które zawierają merystem wierzchołkowy i zawiązki innych organów, tj. liście, kwiaty i pędy boczne.

Na roślinie występuje szereg różnorodnych pąków, których morfologia, zabarwienie, aktywność i lokalizacja stanowią cechy będące podstawą ich klasyfikacji. Morfologia pąka może stanowić także cechę rozpoznawczą drzew i krzewów w okresie, gdy na roślinie nie ma liści (rys. 47).

Pąk znajdujący się na szczycie pędu określamy jako wierzchołkowy. Z kolei pąki boczne powstają w węzłach, w pachwinach ogonków liściowych lub odgałęzień bocznych. Pąki ściśle przylegają do łodygi lub odstają pod różnym kątem. U większości drzew i krzewów naszej strefy klimatycznej najczęściej występują pąki okryte, w których zawiązki nowych organów są zabezpieczone liśćmi łuskowatymi. Liczba liści, które spełniają funkcję ochronną, jest cechą gatunkową, np. u wierzby i magnolii pąki okrywa pojedyncza łuska, u olszy i kasztana pąk okryty jest dwiema łuskami. Bardzo często liście okrywające pąki zaopatrzone są w dodatkowe zabezpieczenia, np. włoski, lub zawierają komórki wydzielające kleistą substancję o właściwościach bakterio- i grzybobójczych (np. topola, kasztanowiec). Pąki nagie (bezłuskie), w których grubsze i silnie owłosione liście pełnią funkcję ochronną, występują rzadziej, np. u derenia białego, kaliny hordowiny i kruszyny.

Wyróżnić można także pąki ukryte, które mogą być zagłębione w korze i niewidoczne na pędach, np. u robinii, lub ukryte w zgrubiałych nasadach ogonków liściowych, np. u platana.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 46. Formy pokrojowe drzew

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Rys. 47. Różnice w budowie pąków: (A) schemat budowy morfologicznej, (B) obraz pąków u wybranych gatunków drzew

Zależnie od zawartości wyróżniamy pąki liściowe, kwiatowe oraz mieszane. Z pąków liściowych na wiosnę wyrastają nowe pędy wegetatywne, z kwiatowych pojedyncze kwiaty, np. u magnolii i forsycji, lub kwiatostany, np. u wierzby, topoli i derenia jadalnego. Pąki mieszane zawierają zazwyczaj kwiatostany z kilkoma liśćmi, np. u jarzębu i kasztanowca.

Rośliny wieloletnie wytwarzają pąki spoczynkowe (śpiące), które pozostają w spoczynku kilka lub nawet kilkanaście lat bez utraty zdolności rozwoju. Są one mniejsze od pozostałych pąków i rozpoczynają aktywność po uszkodzeniu merystemu wierzchołkowego lub ścięciu drzewa. W pewnych przypadkach, np. przy silniejszym dopływie światła, pąki śpiące ulegają aktywacji, tworząc tzw. pijawki (wilki). Bardzo rzadko spotyka się takie pędy u drzew iglastych, natomiast dęby, graby, olsze, jesiony i wiązy tworzą je dosyć często.

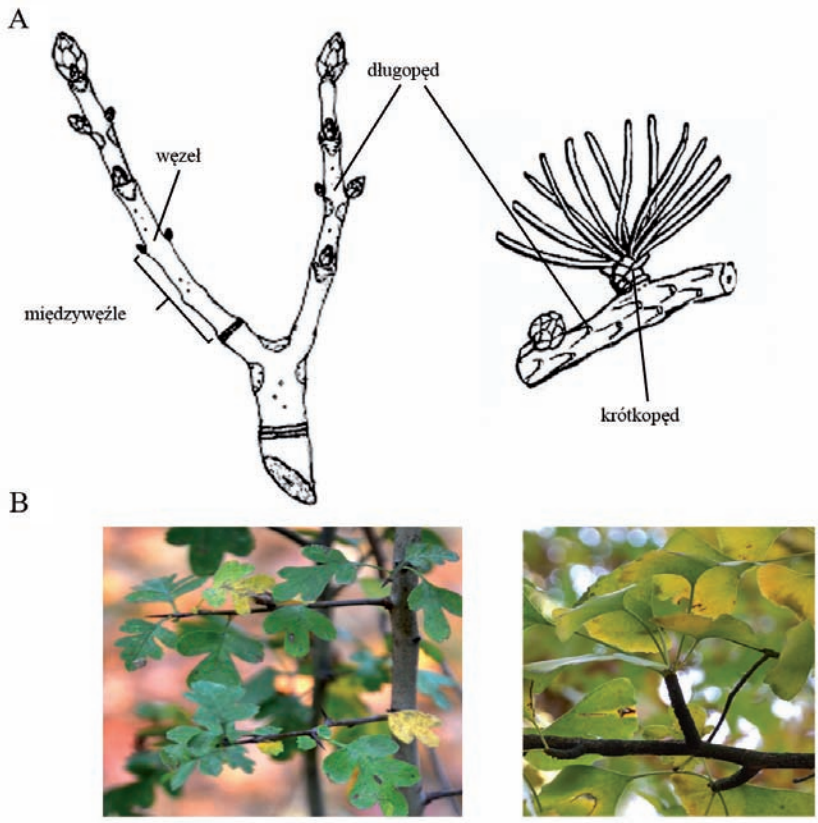
Pąki przybyszowe są zawiązkami pędów odroślowych z szyi korzeniowej lub pniaków. Mogą więc powstawać w różnych częściach roślin, w różnym wieku, a ich układ na łodydze jest nieregularny. Ich powstawanie związane jest przeważnie z procesami regeneracji i wytwarzania tkanki zabliźniającej

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

(kalusa). Z nich tworzą się odrośla u topoli, wiązu i robinii. Wytwarzanie tych pędów jest jednak ostatecznością, gdyż prowadzi to do stopniowego zanikania sił regeneracyjnych i starzenia się organizmu.

Stałą cechą pąków jest ich zabarwienie. Pąki brązowe występują u jesiona amerykańskiego, czarne u jesiona wyniosłego, szare u jesiona mannowego, a dwubarwne u klonu jawora i wiązu szypułkowego.

U drzew rosnących w naszej strefie klimatycznej procesy wzrostu i rozwoju podlegają okresowym zmianom wynikającym z następstwa pór roku. Pędy wyrastające na początku sezonu wegetacyjnego, które pod koniec tego okresu wykształcają pąk szczytowy i pąki boczne, nazywamy **pędami rocznymi**. Pędy takie mogą charakteryzować się długimi (długopędy) lub krótkimi (krótkopędy) międzywęźlami (rys. 48). U niektórych roślin różnice pomiędzy



Rys. 48. Budowa pędów bocznych: (A) schemat budowy długo- i krótkopędów, (B) obraz długopędu u głogu i krótkopędu u miłorzębu

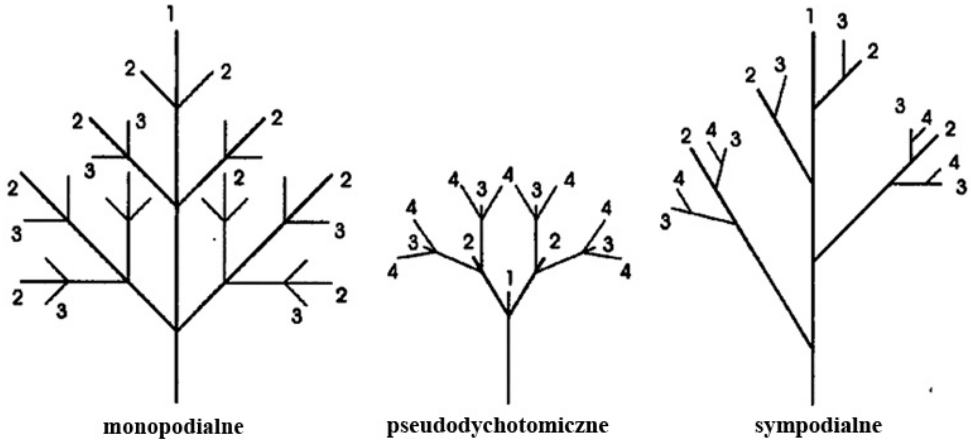
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

długo- i krótkopędami są bardzo wyraźne. Z długopędów zbudowany jest głównie szkielet korony drzewa. Z kolei krótkopędy wykazują tak niewielkie przyrosty roczne, że wyrastające z pąków liście są osadzone bardzo blisko siebie, tworząc pozorne okółki lub pęczki, np. u sosny, modrzewia, miłorzębu i buka. U niektórych gatunków tylko na krótkopędach wyrastają kwiaty, np. u topoli.

Od zróżnicowania wzrostu długopędów zależy typ rozgałęzienia bocznych odgałęzień względem osi. Typ bazitoniczny występuje, gdy silnie rosnące pędy znajdują się w dolnej części pędu macierzystego, typ mezotoniczny, gdy w środkowej części pędu, a akrotoniczny, gdy na szczycie lub w jego pobliżu.

Wyróżnić można także pędy świętojańskie wyrastające z pąków, które zawiązały się i w pełni uformowały już w danym sezonie wegetacyjnym. Zwykle pojawiają się one pod koniec czerwca, stąd ich nazwa. Cechuje je inna barwa łodygi oraz różnice w budowie liści. Pędy te są charakterystyczne dla buków, dębów, jesionów, modrzewi i świerków.

Opisano kilka podstawowych **typów rozgałęziania pędu**, których cechami różnicującymi jest aktywność pąka wierzchołkowego lub pąków bocznych. U drzew rodzimych możemy wyróżnić dwa zasadnicze typy wzrostu pędów: monopodialny i sympodialny (rys. 49).



Rys. 49. Typy rozgałęzień pędu (1 – pęd główny, 2, 3 – pędy boczne kolejnych rzędów)

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Monopodialny (synonim – jednoosiowy) typ rozgałęzienia pędu charakteryzuje się jednym, dominującym pniem, którego przebieg jest wyraźny od podstawy aż do wierzchołka drzewa. W kolejnych latach z pąka szczytowego i pąków bocznych wyrastają kolejne odgałęzienia, co wpływa na przedłużenie zarówno pędu wierzchołkowego, jak i pędów bocznych. Ten typ wzrostu jest charakterystyczny dla drzew iglastych (sosna, świerk) oraz części drzew liściastych (dąb, buk, jesion).

Gdy występuje sukcesja wierzchołków, a funkcję przewodników przejmują kolejne pąki boczne mówimy o rozgałęzieniu wieloosiowym (sympodialnym). **Sympodialny** typ wzrostu i rozgałęziania pędu charakteryzuje się tym, że pąk wierzchołkowy szybko kończy swoją działalność. Dochodzi do jego obumarcia lub przekształcenia w wąsy czy ciernie albo zamiany wierzchołka wzrostu z wegetatywnego na generatywny (kwiatowy, kwiatostanowy). Jedną z możliwości przedłużenia wzrostu pędu jest uaktywnienie pąka bocznego, który tylko pozornie wygląda jak szczytowy. Taka sytuacja występuje u lipy, robinii i wierzby. U roślin tych pionowe ustawienie pnia rozwija się wtórnie w rezultacie prostowania łodygi z udziałem drewna reakcyjnego. Drugą z możliwości jest przedłużenie osi głównej pędu z pędu kolejnego rzędu, a oś główna ulega wtedy odchyleniu, co uwidocznione jest specyficznym, nieprostolinijnym wyglądem, np. u sumaka octowca.

Odmianą wzrostu sympodialnego jest wzrost **pseudodychotomiczny** (pozorniewidlasty). Obserwowany jest w przypadku obumarcia pąka wierzchołkowego i równomiernego wzrostu z dwóch najwyższych pąków bocznych. Ten typ wzrostu i rozgałęziania obserwowany jest u jemioły, szakłaka i lilaka.

Pomiędzy takimi wyraźnie zarysowanymi sposobami wzrostu można znaleźć formy pośrednie. Mamy wtedy do czynienia z mieszanym typem wzrostu, który jest charakterystyczny dla brzozy, klona i kasztanowca. U tych roślin pędy wegetatywne charakteryzują się monopodialnym, a generatywne (ze szczytowymi kwiatostanami) sympodialnym typem wzrostu.

Większość drzew wytwarza pędy boczne drugiego, trzeciego i dalszych rzędów. Są to więc drzewa dwu-, trój- i wieloosiowe. Jeśli oś główna rośnie pionowo, mówimy, że jest ortotropowa, a roślina jest prosto wzniesiona. Pędy boczne mogą być skierowane ku górze (pędy epitoniczne, np. krzewy), ku dołowi (pędy hipotoniczne, np. wierzba) lub na boki (pędy amfitoniczne, np. jodła). Jeśli oś główna rośnie poziomo lub ukośnie, mówimy o pędach pla-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

giotropowych. Cechą charakterystyczną drzew jest to, że powyższy mechanizm nastawiony jest na wyróżnienie jednego pędu jako głównego i hamowanie pędów bocznych.

Niektóre gatunki drzew (np. dąb, topola, wiąz) zrzucają gałęzie tak jak liście, a wiek tych gałęzi wynosi od roku do 20 lat. Zrzucane gałęzie mogą mieć liście (np. wiąz, topola) lub być ich pozbawione (np. olsza). Mechanizm zrzucania pędów polega na rozrastaniu się miękiszu kory i tworzeniu warstwy luźnych komórek. W tym miejscu dochodzi do pękania gałęzi. Powierzchnia blizny jest gładka, pokryta warstwą żywych komórek, pod którą tworzy się peryderma. Gdy usuwane są gałęzie żywe, np. u wierzby, warstwa odcinająca nie powstaje. Dochodzi jedynie do wytworzenia słabszego odcinka u nasady gałęzi, który jest pozbawiony włókien sklerenchymatycznych.

Niezależnie od podstawowych funkcji u niektórych roślin łodygi mogą pełnić funkcje specjalne i ulegać różnym przekształceniom (metamorfozom).

Jednym ze skrajnych przystosowań do pełnionych funkcji jest przekształcenie organu (łodygi, liści, przylistków) w cierń. Najczęściej spotykaną u roślin drzewiastych formą cierni są **ciernie pędowe**. Formy nierozgałęzione są spotykane u głogów, szakłaka pospolitego i ognika szkarłatnego. Z kolei formy rozgałęzione najlepiej są widoczne u igliczni trójcierniowej, u której tworzą się one zarówno na pędach młodych, jak i starszych gałęziach.

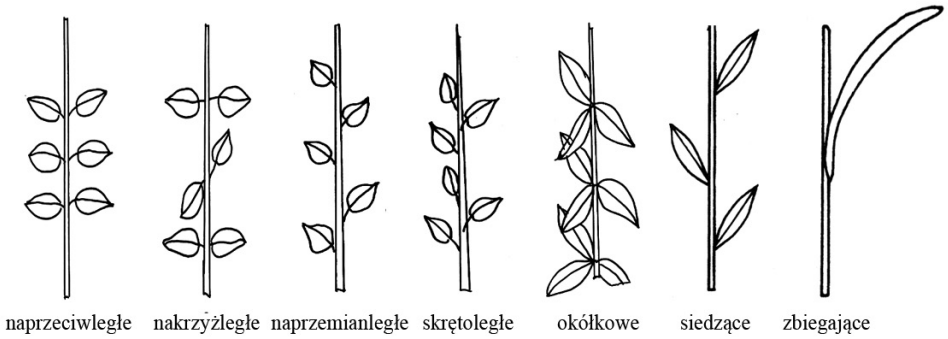
Ciernie przylistkowe powstają u podstawy osadki w liściach złożonych u karagany i robinii. Występują one parami po obu stronach ogonka liściowego.

Ciernie liściowe są charakterystyczne dla berberysów, u których można wyróżnić ciernie dolne mające jeszcze szeroką blaszkę, kolejne są już podzielone, a górne – trójdzielne lub pojedyncze. Z kątów takich przekształconych liści wyrastają krótkopędy z liśćmi właściwymi.

2.3.2. Liście

Występujące u wszystkich roślin osiowych liście odpowiedzialne są za proces fotosyntezy, wymianę gazów oraz transpirację. Rośliny drzewiaste wytwarzają zwykle bardzo dużo liści. W koronie drzew znajdują się ich setki tysięcy. Liście zawiązują się w merystemie wierzchołkowym, a ich cechy morfologiczne i anatomiczne są specyficzne gatunkowo. Układ liści na łodydze (filotaksja) jest regularny i charakterystyczny dla danego gatunku (rys. 50). Jest on analogiczny

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 50. Układ liści na łodydze (filotaksja)

do ułożenia pąków na łodydze. Hipotetyczne linie proste przechodzące przez nasady liści, osadzonych na łodydze jeden nad drugim, nazywamy prostnicami, co ułatwia opracowanie schematu ulistnienia dla danej rośliny.

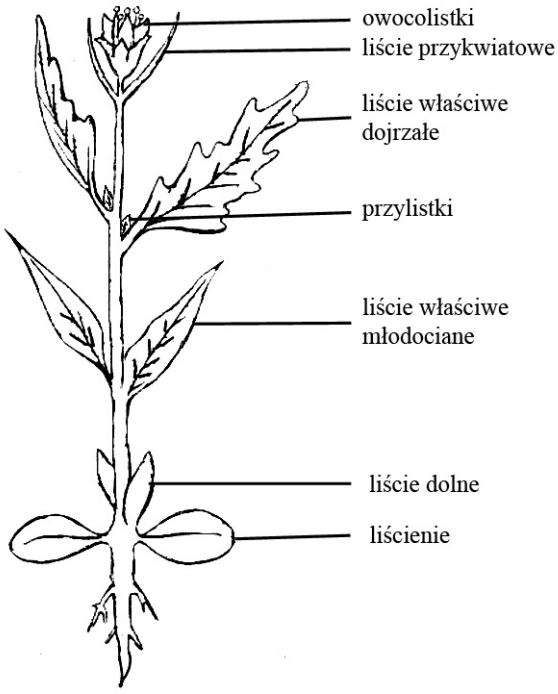
Gdy z węzła na łodydze wyrasta więcej niż jeden liść, taki układ określamy okółkowym. Często spotykaną odmianą ulistnienia okółkowego jest ulistnienie nakrzyżległe. Okółki są w tym wypadku dwulistne, a liście w okółku ustawione są naprzeciwko siebie. Pary liści w kolejnych węzłach krzyżują się pod kątem prostym. W przypadku ulistnienia nakrzyżległego występują cztery prostnice. W ulistnieniu naprzemianległym pojedyncze liście osadzone są w kolejnych węzłach w dwóch prostnicach. W ulistnieniu skrętoległym (helikalnym) w każdym węźle znajduje się jeden liść, a liście w poszczególnych węzłach ustawione są pod różnym kątem (tzw. kąt dywergencji).

Środowisko wywiera duży wpływ na roślinę, czego konsekwencją są m.in. różnice w budowie liści. Liście kserofitów, czyli roślin lądowych przystosowanych do deficytu wody, są drobne, często mają postać łusek lub igieł. Liście mezofitów w większości przypadków są płaskie i mają stosunkowo dużą powierzchnię.

Liście pojawiające się w rozwoju osobniczym (ontogenetycznym) na roślinie spełniają różne funkcje i dlatego mogą być morfologicznie zróżnicowane. Wyróżniamy liścienie, liście łuskowate, liście przykwiatowe i liście właściwe (rys. 51).

Liścienie są to pierwsze liście, będące częścią zarodka, które są miejscem magazynowania materiałów zapasowych. Przybierają one formy bardzo proste

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 51. Rodzaje liści w rozwoju osobniczym

i zwykle szybko obumierają. Liczba liścieni jest cechą stałą i u roślin jednoliściennych występuje tylko jeden liścień, który jest niewielki i pośredniczy w przekazywaniu substancji pokarmowych z bielma do rozwijającego się zarodka, u drzew liściastych istnieją dwa liścienie, natomiast drzewa szpilkowe mają różną ich liczbę, charakterystyczną dla gatunku. U roślin epigeicznych podczas kiełkowania i wzrostu siewki liścienie wynoszone są ponad powierzchnię ziemi, zazieleniają się i podejmują proces fotosyntezy, np. u sosny, buka, klonów i jesionów. Z kolei u roślin hipogeicznych liścienie cały czas otoczone są łupiną nasienną i pozostają pod ziemia, nie asymilują i stanowią jedynie magazyn substancji zapasowych, np. u kasztana i dębu.

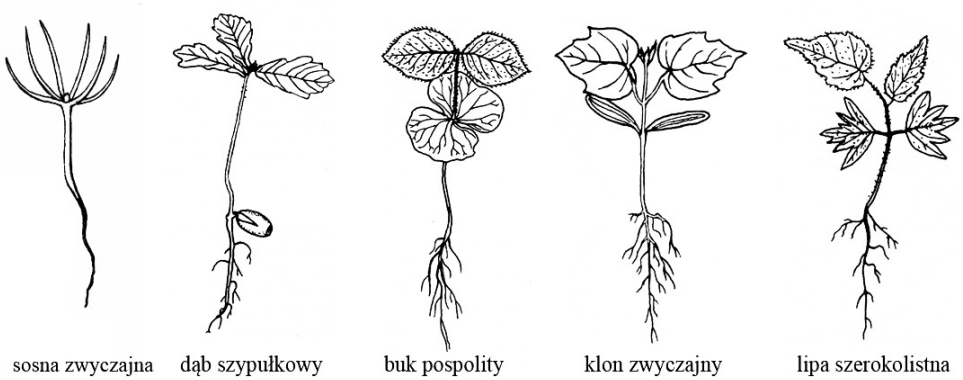
Liście łuskowate charakteryzują się prostą budową, nie mają podziału na blaszkę oraz ogonek. Zwykle są krótkie, szerokie, zimozielone i ściśle przylegają do pędów. Występują powszechnie na pąkach i dolnych częściach łodygi, np. u żywotników i cypryśników.

Liście przykwiatowe towarzyszą kwiatom i kwiatostanom, więc spotykane są w szczytowych partiach pędu. Zazwyczaj mają one proste formy,

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

chociaż czasami tworzą okazałą okrywę kwiatostanu. Mogą być bezbarwne lub różnobarwne. W zależności od położenia na łodydze mają różne nazwy: podsadki osadzone są pod osią kwiatostanu groniastego, np. u lipy, przysadki pojawiać się mogą u nasady szypułki lub pachwinie kwiatu siedzącego, np. u topoli i wierzby, podkwiatki występują na szypułce kwiatowej.

Liście właściwe mogą być różnie wykształcone, a ich budowa stanowi ważną cechę diagnostyczną w systematyce roślin. Liście właściwe obejmują więc liście młodociane (juwenilne) oraz dojrzałe (definitywne). Liście młodociane często różnią się w budowie morfologicznej od liści dojrzałych (rys. 52). U klonu liście młodociane są całobrzegie, podczas gdy liście właściwe są klapowane. Jesiony o liściach dojrzałych złożonych mają liście młodociane pojedyncze. Częstym zjawiskiem jest zmiana w ułożeniu liści na pędzie. W siewkach wiązów liście młodociane są ustawione nakrzyżlegle, podczas gdy liście dojrzałe ułożone są skrętolegle. U sosny zwyczajnej liście młodociane ułożone są pojedynczo na pędzie, podczas gdy dojrzałe osadzone są po dwa na krótkopędzie.



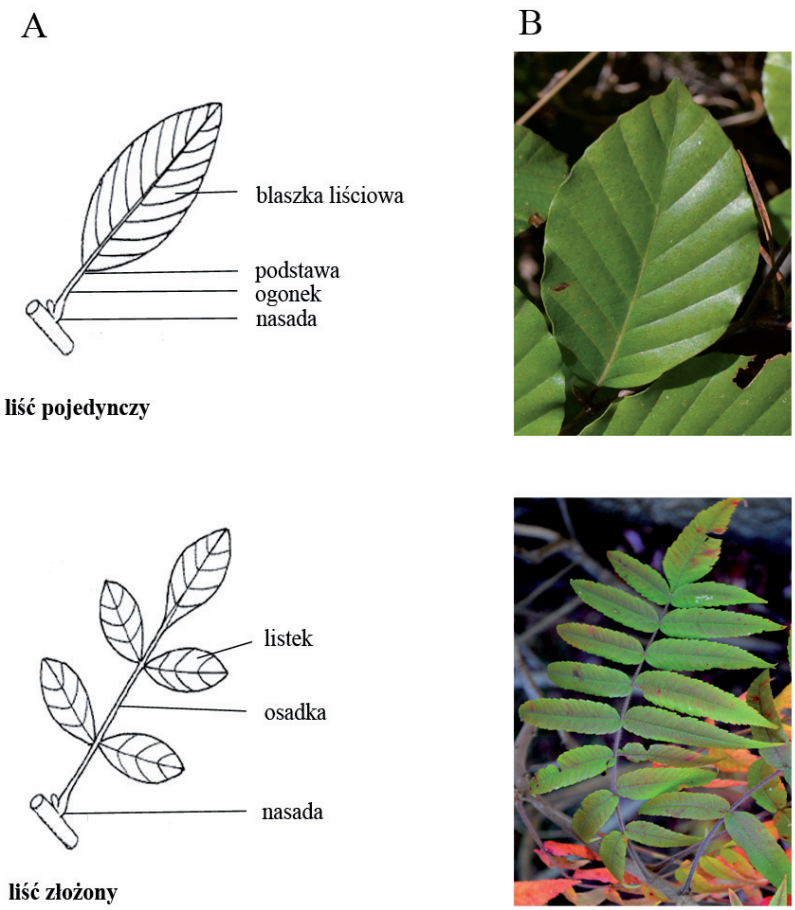
Rys. 52. Liścienie i liście młodociane (wg Tomanek i Witkowska-Żuk, 2008, zmodyfikowane)

Liście charakteryzuje duża plastyczność, a warunki zewnętrzne mogą wpływać na ich cechy morfologiczne. Często na jednej roślinie występują liście ukształtowane w inny sposób (różnolistność, heterofilia), np. morwa biała oraz śnieguliczka mają liście okrągłe całobrzegie i w różnym stopniu powcinane

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

(wrębne i klapowane). Nierównolistność (anizofilia) występuje, gdy z tego samego węzła wyrastają liście różnej wielkości. Przykładami roślin drzewiastych z anizofilią liści są kasztanowiec i klon zwyczajny.

Liść właściwy składa się z blaszki liściowej, ogonka i nasady liścia (rys. 53). **Nasada** liścia znajduje się na zakończeniu ogonka liściowego i jest miejscem przyczepu liścia do łodygi. Jest to zwykle rozszerzona i spłaszczona część liścia. Niekiedy w jej obrębie powstają dodatkowe twory – przylistki. Przylistki mogą przybierać formę wyrostków lub drobnych listków. Zwykle występują parami, widoczne są wtedy z obu stron nasady ogonka liściowego i czasami mogą być



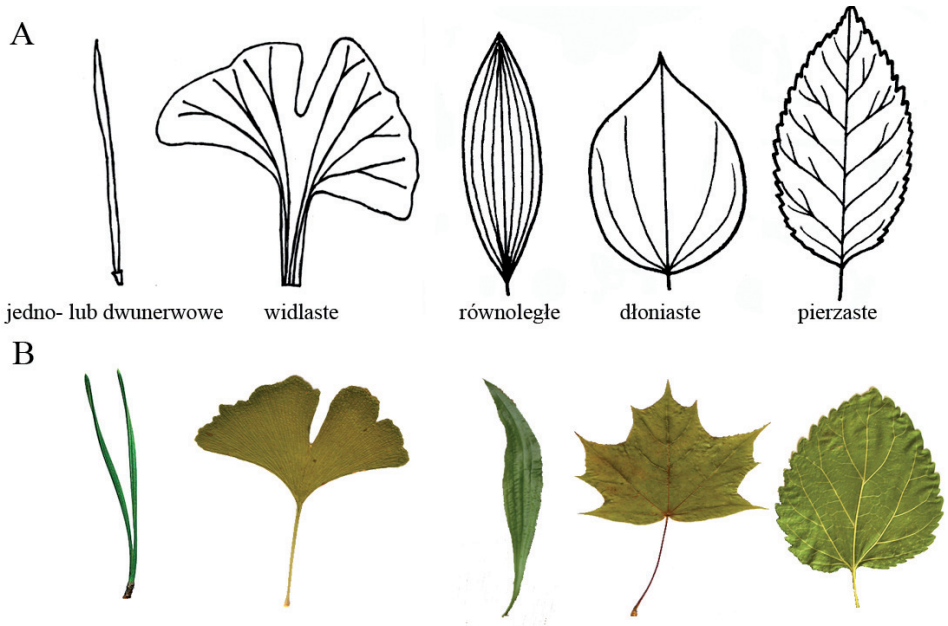
Rys. 53. Budowa morfologiczna liścia: (A) schemat budowy liścia pojedynczego i złożonego, (B) obraz liścia pojedynczego buka i złożonego u sumaka octowca

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

do niego przyrośnięte jak, np. w liściu róży. Przylistki mogą utrzymywać się do końca sezonu wegetacyjnego, np. u róży, głogu, pigwowca, lub odpadać wkrótce do rozwinięciu liści, np. u lipy, wiązu. U pewnych gatunków przylistki ulegają przekształceniu w ciernie, np. u robinii akacjowej, karagany syberyjskiej, u innych zaś u nasady liścia wykształcają się poduszeczki liściowe, czyli zgrubienia zbudowane z tkanki przewodzącej i miękiszowej. Zmiany ciśnienia osmotycznego w tych komórkach warunkują zdolność liścia do ruchów.

Ogonek liściowy, na którym osadzona jest blaszka, może być różnie wykształcony. Wyróżniamy liście długoogonkowe, krótkoogonkowe lub całkowicie pozbawione tej części liścia (liście siedzące). Ogonek może przybierać formę obłą, spłaszczoną, kanciastą, cienką lub grubą. Niekiedy na ogonkach znajdują się miodniki, np. u kaliny koralowej.

U roślin drzewiastych **blaszka liściowa** jest płaska i cienka. Jej szkieletem jest system wiązek przewodzących, stanowiący użyłkowanie liścia (rys. 54). Liście mogą być jednożyłkowe, np. u cisa pospolitego, sosny limby, jałowca pospolitego, lub wielożyłkowe. W systemie wielożyłowym istnieje układ otwarty,

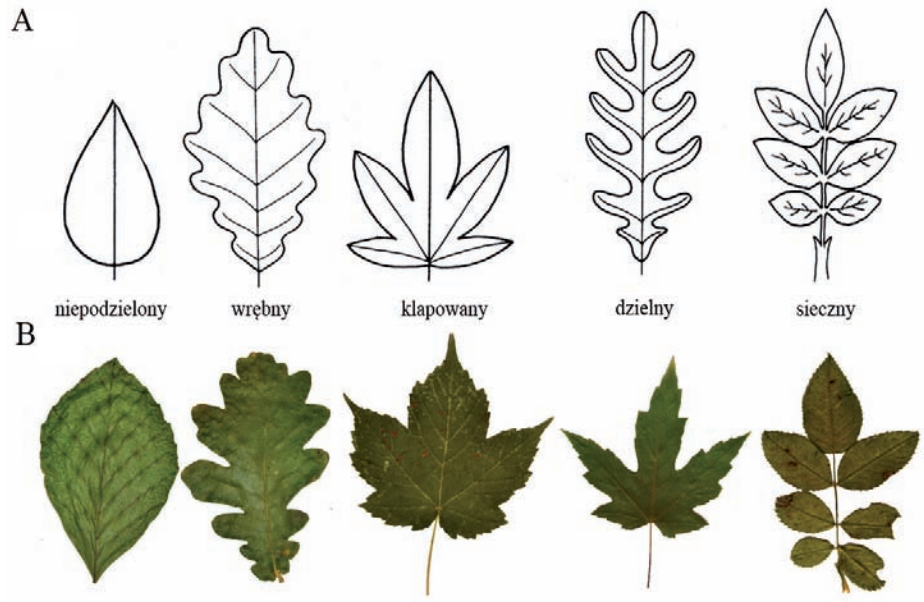


Rys. 54. Użyłkowanie liścia: (A) schemat układu nerwów w liściach, (B) obraz nerwacji na wybranych przykładach

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

w którym wiązki i ich odgałęzienia nie maja między sobą połączeń i kończą się wolno na brzegach lub w głębi liścia, oraz układ zamknięty, w którym poszczególne wiązki utrzymują ze sobą kontakt. Istnieją dwa rodzaje użyłkowania zamkniętego: siatkowe i równoległe. U roślin drzewiastych występuje pierwsze z nich. W użyłkowaniu tym wyróżnić można żyłki główne oraz boczne kolejnych rzędów. W użyłkowaniu pierzastym największa wiązka przebiega przez środek liścia i od niej odchodzą żyłki boczne, z kolei w użyłkowaniu dłoniastym istnieje kilka dużych żyłek podobnej wielkości, wychodzących z podstawy w kierunku jej brzegów i rozgałęziających się dalej pierzasto.

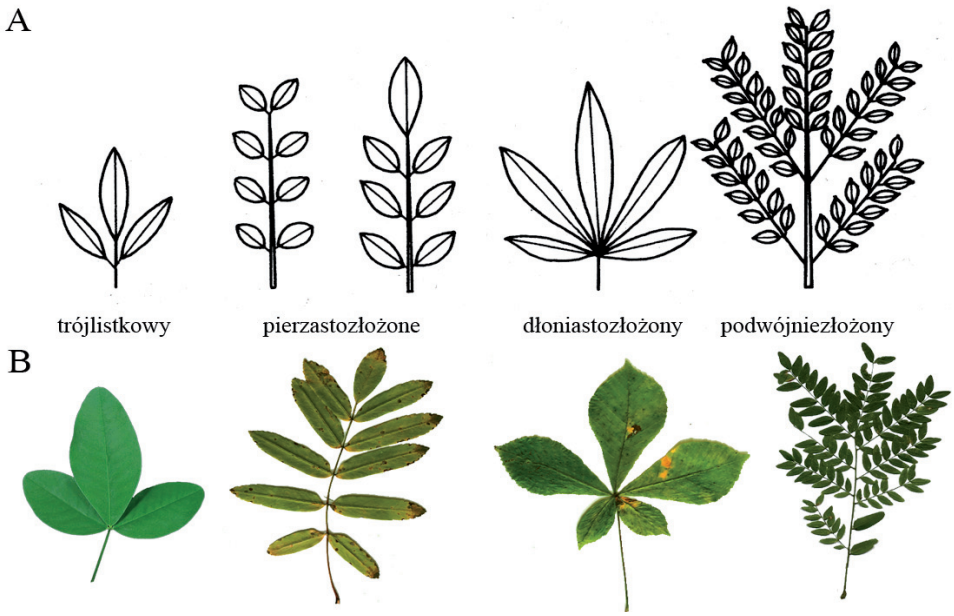
Ze względu na liczbę blaszek wyróżnia się liście pojedyncze z jedną blaszką liściową i złożone mające kilka blaszek osadzonych na wspólnej osadce (rys. 53). Liść pojedynczy może mieć blaszkę liściową całą lub z różnej głębokości wcięciami (rys. 55). Wyróżniamy liście wrębne o blaszce wcinanej do $\frac{1}{4}$ jej szerokości, liście klapowane o wcięciach do $\frac{1}{3}$ szerokości, liście dzielne, gdy głębokość wcięć sięga $\frac{2}{3}$, a w pewnych miejscach może dochodzić do żyłek, oraz liście sieczne, gdy głębokość wcięć sięga żyłek głównych. Istnieją dłoniaste lub pierzaste układy wcięć, co jest uwarunkowane typem użyłkowania.



Rys. 55. Liście o blaszce podzielonej: (A) schemat obrazujący głębokość wcięć, (B) obraz głębokości wcięć na wybranych przykładach

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Ułożenie listków w liściach złożonych może być dłoniaste, np. kasztanowiec i winobluszcz amerykański, lub pierzaste, np. karagana syberyjska i robinia akacjowa. Oprócz liści pojedynczo złożonych istnieją też liście podwójnie pierzasto złożone, np. iglicznia trójcieniowa i kłęk kanadyjski (rys. 56).

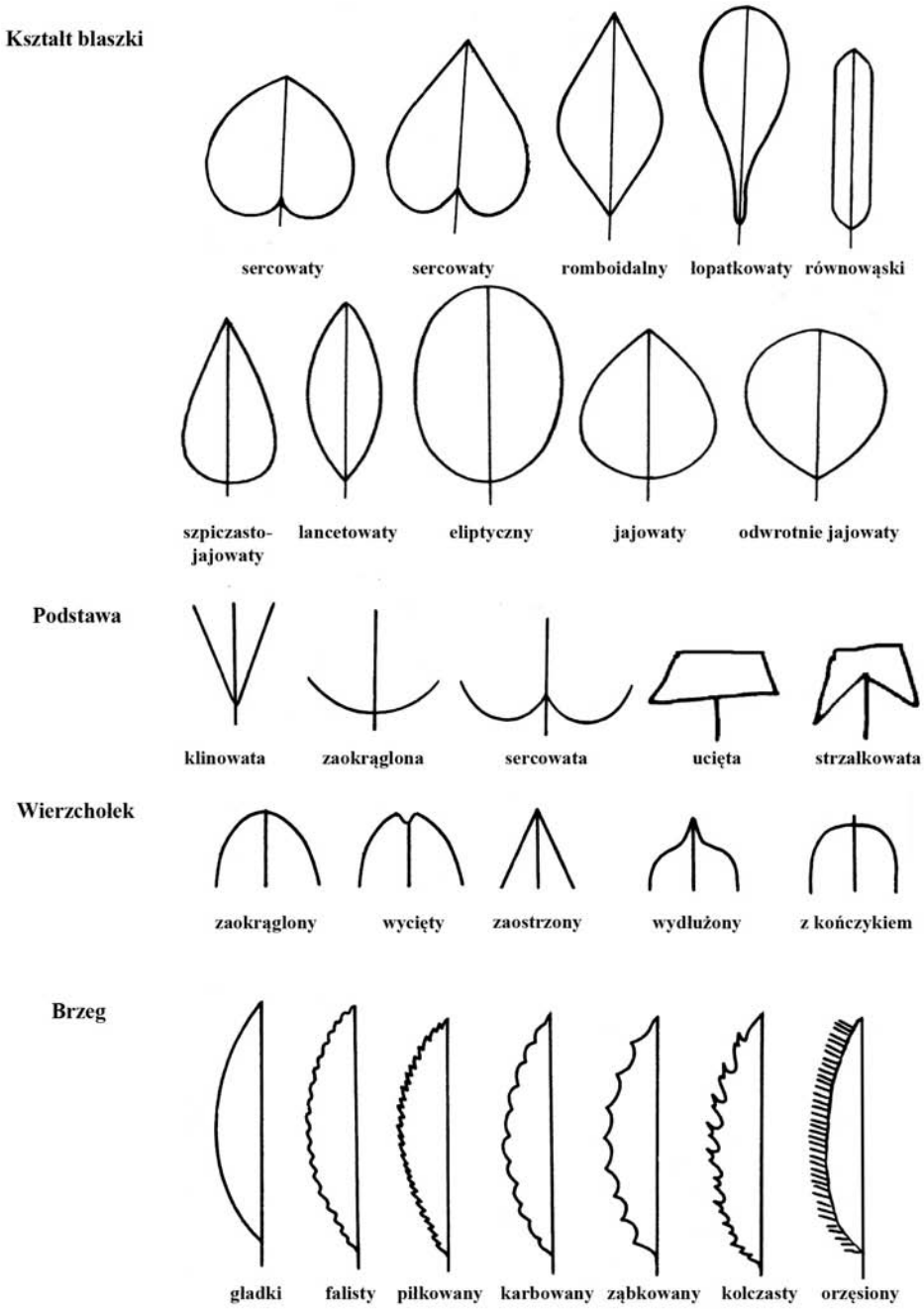


Rys. 56. Układ listków w liściu złożonym: (A) schemat obrazujący układ listków na osadce, (B) obraz układu listków na wybranych przykładach

W blaszce liściowej można wyróżnić kilka elementów, które wpływają na ostateczny wygląd liścia (rys. 57). Są to kształt blaszki liściowej (np. równowąski, eliptyczny, okrągły, jajowaty, sercowaty), kształt nasady (np. sercowata, strzałkowata, oszczepowata, klinowata, zaokrąglona) i wierzchołka (np. zaokrąglony, wcięty, ostry, zaostrzony), uformowanie brzegu liścia (np. całobrzegi, piłkowany, ząbkowany, karbowany, orzęsiony) oraz opisane powyżej rodzaje wcięć i unerwienie.

Drzewa iglaste mają liście o kseromorficznej budowie i znacznie prostszych formach. Igły (szpilki) zazwyczaj są wydłużone, wąskie i ostro zakończone. Mogą być osadzone na pędzie pojedynczo lub znacznie częściej w grupach po kilka igieł.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 57. Budowa blaszki liściowej liścia pojedynczego

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

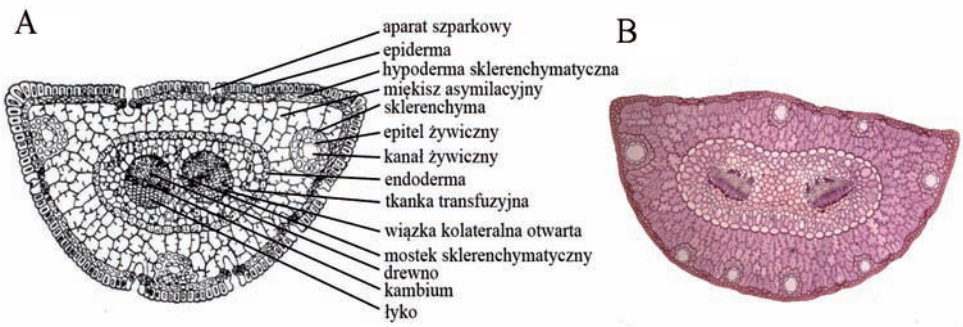
Liście, w zależności od ich trwałości i utrzymywania się na łodydze, dzielimy na sezonowe i zimozielone. Liście sezonowe utrzymują się na roślinie przez jeden sezon wegetacyjny, trwający od wiosny do jesieni. Taki typ ulistnienia mają krajowe drzewa liściaste i krzewy, a także pewne gatunki drzew iglastych, np. modrzew, oraz rośliny uprawiane, np. cypryśnik błotny. Liście zimozielone utrzymują się na roślinie przynajmniej przez dwa sezony, a ich opadanie odbywa się niepostrzeżenie, gdyż tylko część z nich podlega wymianie w jednym sezonie. Tak więc roślina nigdy nie jest całkowicie pozbawiona liści (tzw. rośliny wiecznie zielone). Liście zimozielone mają inną budowę, która zabezpiecza je przed niekorzystnymi czynnikami środowiska. Są one mniejsze, bardziej sztywne, ich epiderma jest grubościenna, a powierzchnia liścia pokryta kutykulą i woskiem. Trwałość liści zimozielonych jest cechą gatunkową, np. u sosny zwyczajnej wynosi od 2 do 4 lat, u świerka rosnącego na nizinach od 4 do 6 lat, a w górach od 10 do 13 lat, u jałowca i cisa od 5 do 8 lat, a u jodły od 8 do 10 lat.

Zawiązki liściowe powstają w merystemie wierzchołkowym pędu. U drzew liściastych w formowaniu liścia udział mają warstwy podpowierzchniowe. U drzew szpilkowych zawiązki liścia formują się w strefie peryferycznej wierzchołka. W wyniku podziałów dochodzi do powstania wypukłości w części peryferycznej wierzchołka wzrostu pędu. Tworzy się podstawa liścia zwana skarpą liściową. W miarę wzrostu zawiązek uzyskuje spłaszczony kształt, więc już na tym etapie może wykazywać budowę grzbietobrzuszną i odmienne wykształcenie strony odosiowej i doosiowej. Wzrost zawiązka liściowego odbywa się początkowo na wierzchołku, a następnie u podstawy (wzrost brzeżny). Ogonek liściowy formuje się zazwyczaj po rozwinięciu blaszki w procesie wzrostu wstawowego.

Liście większości drzew szpilkowych są wykształcone w postaci igieł. Wyjątek stanowi miłorząb, który ma liście ogonkowe z wachlarzykowatą blaszką liściową.

U sosny zwyczajnej liść na przekroju poprzecznym na kształt półkolisty (rys. 58). Epiderma jest grubościenna, pokryta grubą warstwą kutykuli. Aparaty szparkowe znajdują się w zagłębieniach, po obu stronach blaszki liściowej (liść amfistomatyczny). Pod komorą podszparkową znajduje się jedna duża, półksiężycowata komórka mezofilu. Pod epidermą występuje hipoderma zbudowana z komórek sklerenchymatycznych, która usztywnia blaszkę liściową. Mezofil

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 58. Budowa anatomiczna liścia drzewa szpilkowego: (A) schemat układu elementów (B) obraz układu elementów w igle sosny

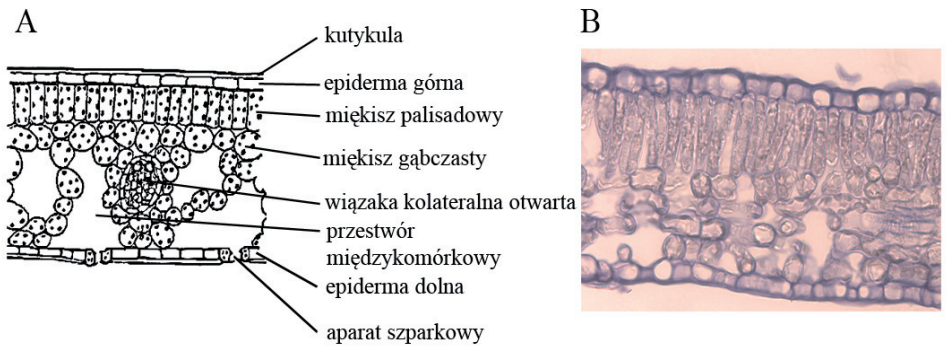
u części drzew szpilkowych jest niezróżnicowany. Jednak u jodły, cisa, sekwoi występuje miękisz palisadowy i gąbczasty. Aby zwiększyć powierzchnię asymilacyjną, ściany komórkowe mezofilu tworzą wpuklenia do wnętrza komórek. Komórki miękiszu ułożone są warstwami, a przestwory międzykomórkowe widoczne są jedynie na przekroju podłużnym. W tkance tej mogą znajdować się kanały żywiczne, zbudowane z komórek wydzielniczych otoczonych warstwą komórek sklerenchymatycznych. W igłach tych wyraźnie zaznaczona jest endoderma, którą tworzą duże komórki, czasami zawierające skrobię. Na jej ścianach odkładane są pasemka Casparego, a w starszych igłach tworzy się ściana wtórna wysycona ligniną i adkrustowana suberyną.

W środku igły występuje tkanka waskularna, zorganizowana w wiązki przewodzące i tkankę transfuzyjną. Wiązki przewodzące są kolateralne otwarte, a ich liczba jest cechą gatunkową. Ksylem tworzą cewki, które są ułożone w promienistych, wydłużonych rzędach, oddzielonych komórkami miękiszu drzewnego. Floem tworzą komórki sitowe i miękisz łykowy. Część komórek miękiszu przekształca się w komórki albuminowe. Pomiędzy łykiem a drewnem znajduje się kambium. Wiązki oddzielone są od siebie włóknami sklerenchymatycznymi (mostek sklerenchymatyczny).

Pomiędzy endodermą a wiązkami znajduje się tkanka transfuzyjna. W jej skład wchodzą żywe, cienkościenne komórki miękiszu transfuzyjnego oraz martwe, grubościenne cewki transfuzyjne. Elementy te tworzą przenikający się układ, który pośredniczy w przewodzeniu pomiędzy nierozgałęzionymi wiązkami przewodzącymi a mezofilem.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

U drzew liściastych liść jest dwupowierzchniowy (rys. 59). Epiderma jest zróżnicowana na górną i dolną. Zewnętrzne ściany epidermy pokryte są kutykulą. Szczegóły budowy kutykuli, jej grubość i ilość wosku są różne u różnych gatunków i zmienne nawet w obrębie tej samej rośliny, w zależności od wieku liścia, strony liścia i warunków wzrostu. Komórki epidermy mogą mieć różny kształt o zarysie falistym. Aparaty szparkowe są zwykle rozmieszczone nierównomiernie w epidermie blaszki liściowej. Gdy występują tylko po dolnej stronie blaszki, liście określane są jako hypostomatyczne. Jest to optymalna lokalizacja w przypadku zróżnicowania miękiszu na gąbczasty i palisadowy, szparki bowiem są wtedy w bezpośrednim kontakcie z przestworami miękiszu gąbczastego, który znajduje się po dolnej stronie blaszki. W liściach amfistomatycznych aparaty szparkowe znajdują się po obu stronach blaszki liściowej. Szparki w pewnych typach liści mogą znajdować się w skupieniach albo w specjalnych zagłębieniach zwanych kryptami liściowymi. Rozmiary i liczba szparek są w znacznym stopniu zdeterminowane genetycznie, lecz warunki środowiskowe także mogą modulować te cechy.



Rys. 59. Budowa anatomiczna liścia drzewa liściastego: (A) schemat układu elementów (B) obraz układu elementów w liściu buka

Epiderma blaszki liściowej często wytwarza różnego rodzaju włoski (trichomy). Tworzą się one zwykle we wczesnych etapach rozwoju liścia, ale z czasem obumierają i odpadają. Włoski stanowią barierę ochronną mechaniczną, a gdy są zbiornikami wydzielin, także chemiczną. Włoski martwe mogą tworzyć kutner, czyli okrywę znacząco zmniejszającą transpirację, np. na liściach jarząba szwedzkiego.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Miękisz palisadowy występuje od górnej strony liścia. Jest on utworzony z wąskich, cylindrycznych komórek, ustawionych prostopadle do powierzchni liścia. Dzięki takiemu układowi powierzchnia przyściennych pokładów cytoplazmy zawierająca chloroplasty jest maksymalnie duża. Miękisz gąbczasty składa się z luźno ułożonych komórek, z dużymi przestworami międzykomórkowymi, które tworzą ciągły system łączący przestwory miękiszu palisadowego z jamami przedechowymi. Objętość miękiszu palisadowego w liściach drzew rosnących na stanowiskach słonecznych jest większa niż miękiszu gąbczastego.

W miękiszu zieleniowym liścia znajdują się wiązki przewodzące kolateralne otwarte, otoczone pochwą miękiszową wzmocnioną pasmami kolenchymy i sklerenchymy.

Ogonek w liściach pojedynczych i osadka w liściach złożonych są pod względem budowy podobne do łodygi. Jedynie system waskularny jest bardziej skomplikowany niż w łodydze, gdyż dochodzi w nim do rozgałęzienia wiązek ze względu na tworzenie układu żyłek blaszki liściowej.

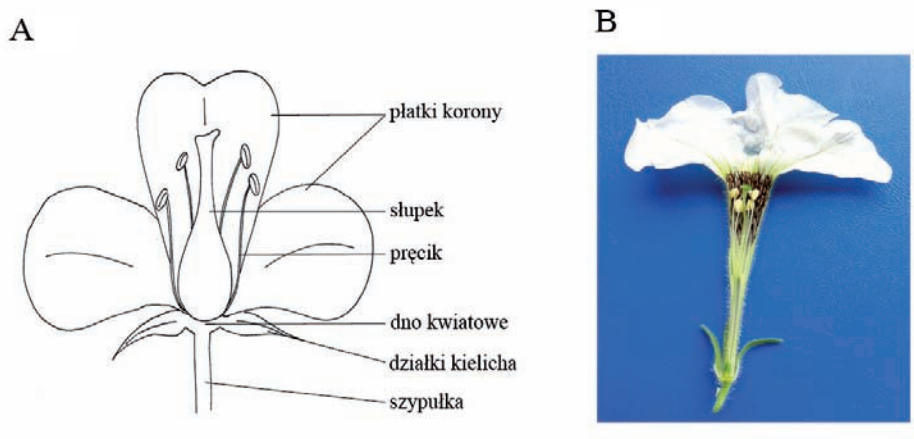
2.3.2. Kwiat

Kwiat jest skróconym pędem o liściach przystosowanych do rozmnażania płciowego. Typowy kwiat roślin okrytozalążkowych zawiera 4 elementy: działki kielicha, płatki korony, pręciki oraz słupek(i), które skupione są na dnie kwiatowym (rys. 60). **Dno kwiatowe** może przybierać różne kształty – od wklęsłego, przez płaskie, do wypukłego. Kwiaty, które mają szypułkę, nazywamy szypułkowymi, w przeciwieństwie do kwiatów bezszypułkowych (siedzących). Ułożenie elementów na dnie kwiatowym może być: spiralne, ze zmienną ich liczbą lub okółkowe, charakteryzujące się określoną liczbą elementów w każdym okółku, a ich liczbę wyznacza krotność kwiatu.

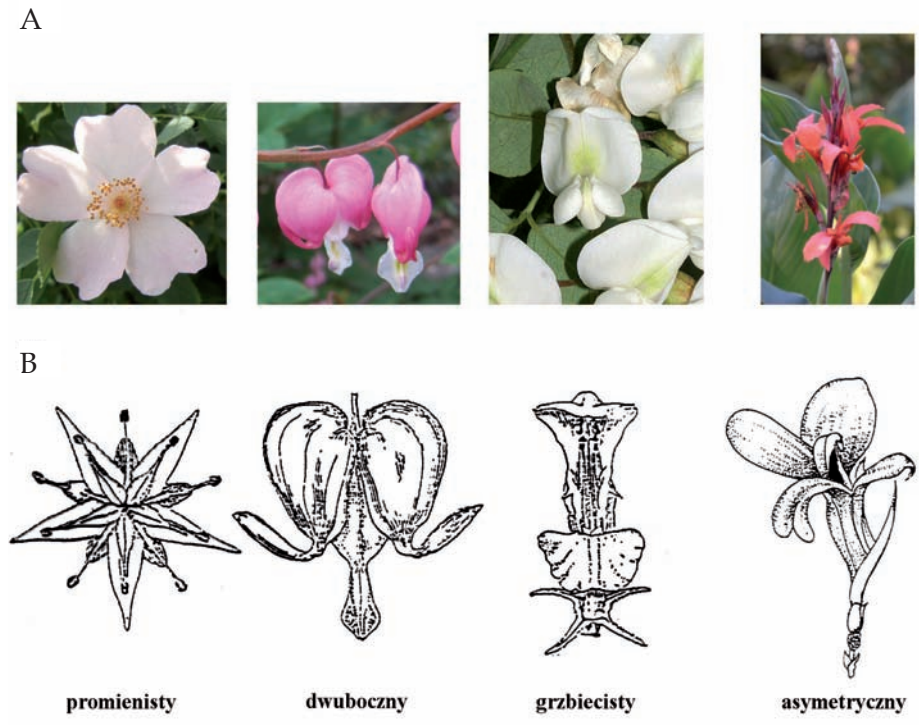
Kwiaty o okółkowym ułożeniu elementów mają określoną symetrię (rys. 61). Istnieją kwiaty promieniste, przez które można przeprowadzić dwie lub więcej płaszczyzn symetrii, np. głóg. W kwiatach grzbiecistach można przeprowadzić tylko jedną płaszczyznę symetrii, np. robinia akacjowa. Z kolei kwiaty niesymetryczne mają zmienione poszczególne elementy kwiatu, w związku z tym nie można przeprowadzić żadnej płaszczyzny symetrii, np. kanna.

Kwiaty dosyć często pozbawione są poszczególnych elementów. Jeśli nie ma zróżnicowania na kielich i koronę, to występuje okwiat pojedynczy. Z kolei

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 60. Budowa morfologiczna kwiatu obupłciowego ze zróżnicowanym okwiatem: (A) schemat układu poszczególnych elementów, (B) obraz układu elementów w kwiecie petunii



Rys. 61. Symetria kwiatów: (A) schemat obrazujący rodzaje symetrii, (B) obraz symetrii kwiatów na wybranych przykładach

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

kwiaty, które są całkowicie pozbawione okwiatu, nazywamy nagimi. Kwiaty zawierające tylko jeden z elementów płodnych, pręciki lub słupki, nazywamy jednopłciowymi (rozdzielnopłciowymi), w odróżnieniu od kwiatów obupłciowych, w których w jednym kwiecie znajdują się oba elementy. W przypadku kwiatów jednopłciowych kwiaty żeńskie i męskie mogą znajdować się na jednym osobniku, jednym pniu (rośliny jednopienne, np. sosna) lub na oddzielnych osobnikach tego samego gatunku (rośliny dwupienne, np. sumak octowiec).

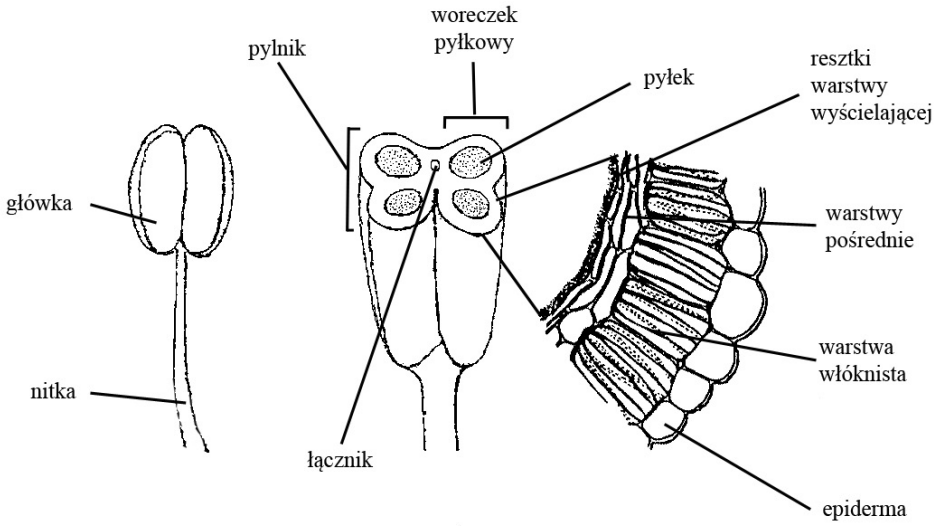
Kielich składa się zwykle z zielonych listków zwanych działkami, które mogą być wolne (kielich wolnodziałkowy) lub zrośnięte ze sobą (kielich zrosłodziałkowy). Kielich może być trwały lub odpadać na wczesnym etapie rozwoju kwiatu. Może także ulegać przekształceniu w puch kielichowy, np. u topoli.

W skład **korony** wchodzą zazwyczaj barwne listki okwiatu zwane płatkami. Płatki korony mogą być wolne (korona wolnopłatkowa) lub zrosłe (korona zrosłopłatkowa). U ich nasady lub na dnie kwiatowym mogą znajdować się miodniki.

Pod względem anatomicznym elementy kwiatu, z racji tego, że są to przekształcone liście, są mało zróżnicowane i przypominają uproszczoną budowę liścia. Na przekroju poprzecznym przez działkę kielicha jest widoczna epiderma, a jej powierzchnię pokrywa prążkowana kutykula. W epidermie zewnętrznej mogą występować aparaty szparkowe i włoski. Wnętrze liścia wypełnia miękisz gąbczasty z licznymi drobnymi przestworami międzykomórkowymi. W pewnych przypadkach miękisz ten jest z dwóch stron otoczony miękiszem palisadowym. Wiązki przewodzące kolateralne zamknięte otoczone są pochwą miękiszową, która wzmocniona jest włóknami sklerenchymatycznymi. Płatki korony także od zewnątrz pokrywa epiderma pozbawiona aparatów szparkowych. Związki barwne występują w plastydach lub są gromadzone na terenie wakuoli. Wnętrze wypełnia miękisz niezróżnicowany. Elementy przewodzące w postaci miękiszu łykowego oraz naczyń typu spiralnego są słabo wykształcone.

Na **pręcikowie** składa się kilka lub kilkanaście pręcików, zawierających męskie organy płciowe. W skład pręcika wchodzi nitka i główka (rys. 62). Każda główka zawiera połączone łącznikiem dwa pylniki, w każdym z nich znajdują się dwie komory pyłkowe. Pylniki mogą być wolne, zrośnięte nitkami lub główkami. U roślin zrosłopłatkowych są zazwyczaj przyrośnięte do korony. Bezpłodne pręciki (prątniczki) nie wytwarzają ziaren pyłku.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



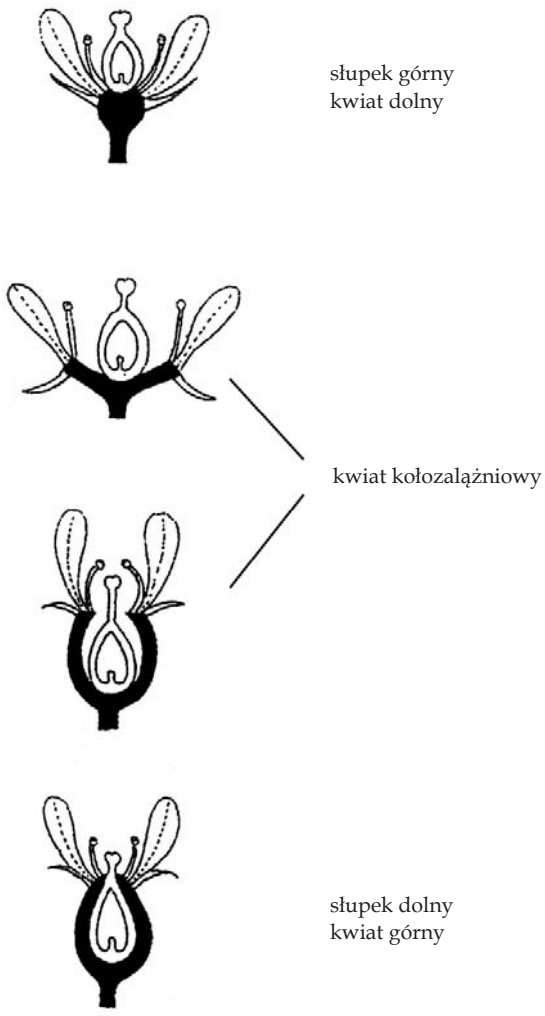
Rys. 62. Budowa morfologiczna i anatomiczna pręcika

W budowie anatomicznej pylnika (rys. 62) na zewnątrz występuje epiderma, której komórki mogą wytwarzać podłużne brodawki. Następnie znajduje się warstwa włóknista (endotecjum), która umożliwia otwarcie pylnika oraz tkanka pośrednia, zbudowana z komórek miękiszowych. W komorach pyłkowych znajduje się warstwa wyścielająca (tapetum), zbudowana z komórek bogatych w substancje odżywcze. Centralną część zajmuje tkanka archesporialna, której komórki, przechodząc podział mejotyczny, dają początek tetradzie ziaren pyłku.

W skład **słupkowia** wchodzi jeden lub kilka słupków. Powstają one przez zrośnięcie od jednego do kilku owocolistków. W każdym słupku można wyróżnić zalążnię oraz znamię, które niekiedy oddzielone są od siebie szyjką słupka. Zalążnia stanowi dolną, rozszerzoną część słupka. Może być ona jedno- lub wielokomorowa. W komorach tych znajdują się zalążki.

Położenie słupka w kwiecie jest cechą charakterystyczną wielu roślin (rys. 63). Słupek górny znajduje się na wypukłym dnie kwiatowym, a pozostałe elementy kwiaty ulokowane są poniżej zalążni (kwiat dolny, słupek górny). Słupek dolny znajduje się na wklęsłym dnie kwiatowym, a zalążnia zrasta się z dnem kwiatowym. Pozostałe elementy kwiatu znajdują się powyżej zalążni (słupek dolny, kwiat górny). Formą pośrednią są kwiaty kołozalążniowe, kiedy

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



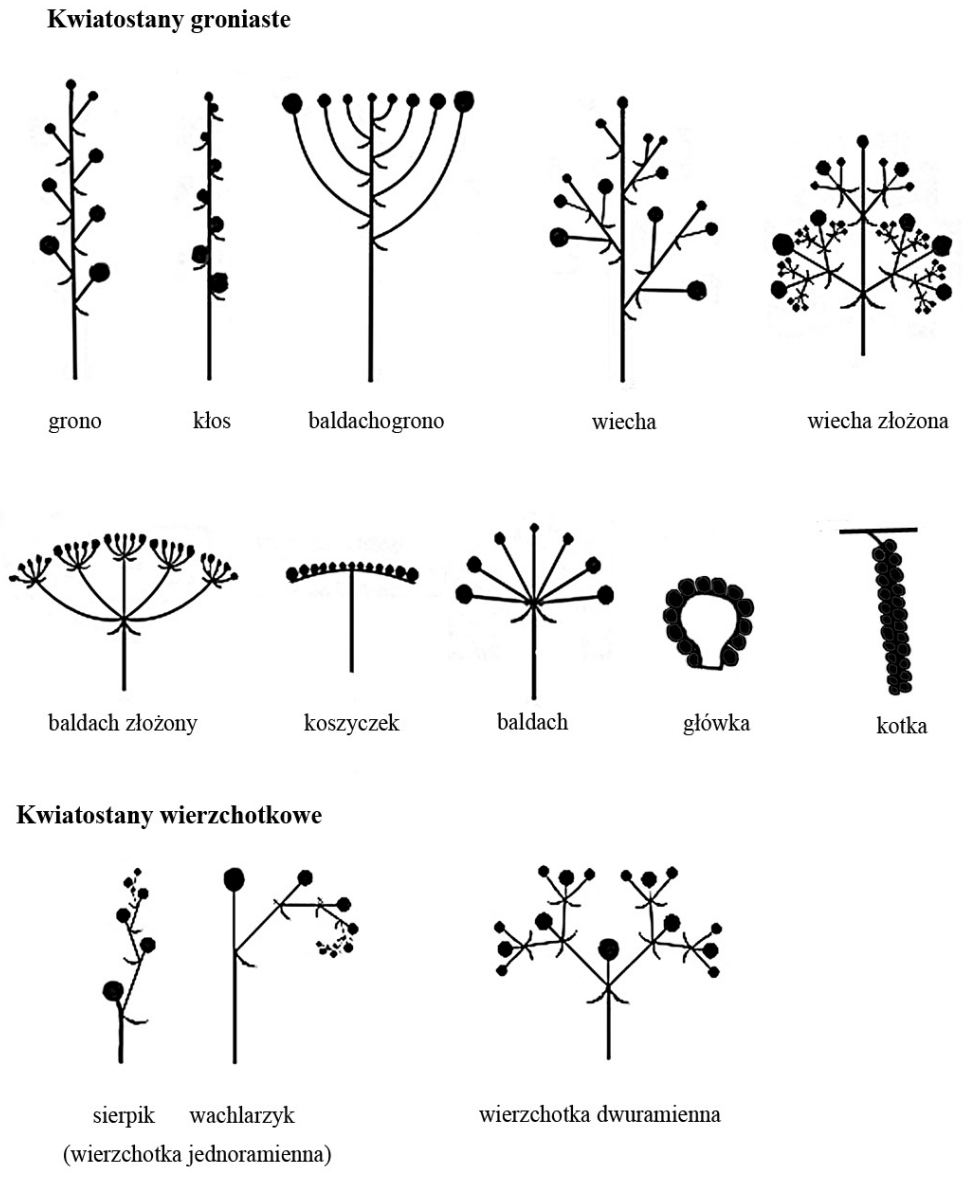
Rys. 63. Ustawienie słupka w kwiecie

słupek znajduje się na wklęsłym dnie kwiatowym, którego tkanki nie zrastają się ze ścianą zalążni.

Kwiaty bardzo często są zebrane w specjalnie wykształconych pędach, zwanych **kwiatostanami.** Ze względu na sposób ułożenia kwiatów na osi głównej kwiatostanu i rozgałęziania osi wyróżniono kwiatostany groniaste i wierzchotkowe (rys. 64).

Kwiatostany groniaste rozgałęziają się monopodialnie (jednoosiowo), mają jedną wyraźną oś główną i kwiaty rozwijające się w kolejności od nasady

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 64. Typy kwiatostanów

ku szczytowi osi. Istnieje kilka rodzajów kwiatostanów **groniastych**, z których jedynie część spotykana jest u form drzewiastych. Grono ma wydłużoną, pojedynczą oś główną, na której rozmieszczone są kwiaty na szypułkach jednakowej długości (np. czeremcha amerykańska, berberys, porzeczka, tawuła,

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

karagana syberyjska). Baldachogrono ma kwiaty na szypułkach różnej długości, które układają się w jednej płaszczyźnie (np. jarząb pospolity, bez czarny, głóg, dereń). Kłos różni się od grona tym, że kwiaty są siedzące, bezszypułkowe (np. kasztan). Kotka jest podobna do kłosa, lecz oś kwiatostanowa jest wiotka, więc cały kwiatostan jest zwisający (np. wierzba, leszczyna, topola). Wiecha tworzy odgałęzienia drugiego i dalszych rzędów, na których znajdują się pojedyncze kwiaty (np. lilak pospolity, jesion, ligustr, perukowiec). U baldacha oś główna kwiatostanu jest silnie skrócona, a kwiaty osadzone są na szypułkach jednakowej długości, przy czym najmłodsze znajdują się w środku baldacha (np. bluszcz, platan).

Kwiatostany **wierzchotkowe** charakteryzują się tym, że oś kwiatostanu wcześnie kończy swój wzrost, ponieważ na jej szczycie powstaje kwiat, a dominację przejmują jedno, dwa lub więcej odgałęzień bocznych (np. olsza czarna, leszczyna, trzmielina).

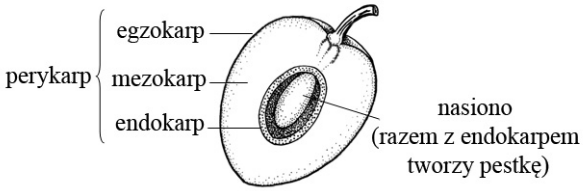
2.3.4. Owoce i nasiona

Owoc jest organem charakterystycznym dla roślin okrytonasiennych. Typowy owoc (owoc rzeczywisty) powstaje z zalążni słupka i składa się z owocni, czyli rozrośniętej zalążni, oraz nasion (rys. 65). W budowie owocni można wyróżnić trzy warstwy: zewnętrzny egzokarp, środkowy mezokarp i wewnętrzny endokarp. Egzokarp tworzy skórkę owocu, endokarp może być kilkuwarstwowy, czasami drewnieje, tworząc pestkę. Grubość mezokarpu może być różna, od bardzo cienkiej do wielowarstwowej, tworzącej mięsistą tkankę. Kryterium podziału owoców bazuje na określeniu ile i jakie elementy kwiatu są zaangażowane w powstawanie owocu (rys. 66).

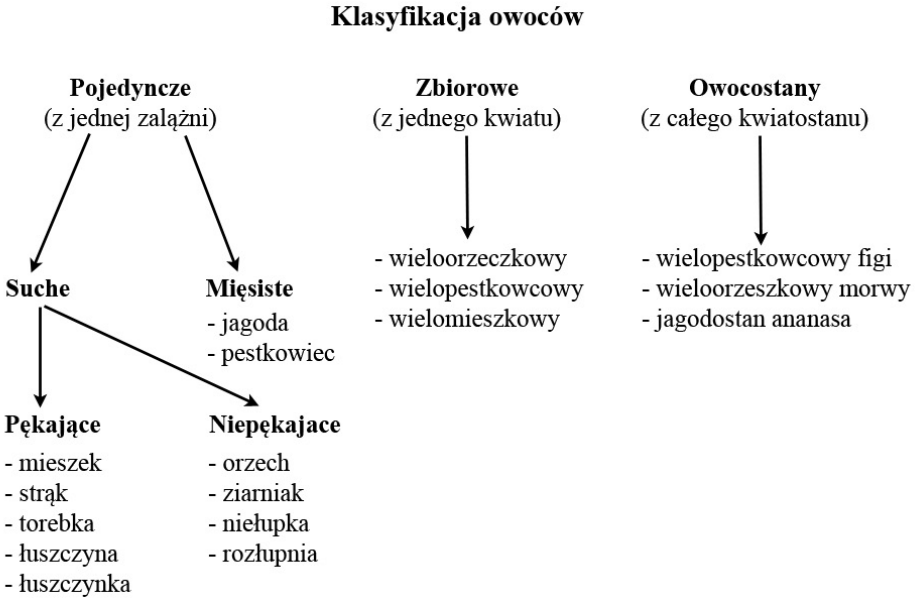
Owoce pojedyncze powstają, gdy w kwiecie występował tylko jeden słupek. W zależności od tego, czy owocnia podczas dojrzewania pozostaje świeża, czy wysycha, wyróżniamy owoce suche i mięsiste. Z kolei wśród owoców suchych owocnia może pozostać zamknięta (owoce niepękające) lub się otwierać (owoce pękające). Do owoców suchych pękających należą:

1) **mieszek**, który powstaje z zalążni jednoowocolistkowej, otwierającej się wzdłuż miejsca zrośnięcia owocolistka (szew brzuszny) (np. magnolia);
2) strąk, który także powstaje z zalążni jednoowocolistkowej, lecz otwiera się w dwóch miejscach, zarówno wzdłuż szwu brzusznego, jak i nerwu

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 65. Budowa owocu



Rys. 66. Typy owoców

głównego owocolistka (np. robinia akacjowa, karagana syberyjska, złotokap, żarnowiec miotlasty, iglicznia trójcierniowa);

3) **torebka**, która jest owocem powstającym z kilkuowocolistkowej zalążni, a powstały owoc pęka wzdłuż całkowicie lub częściowo (np. na szczycie ząbkami) albo przez otworki (np. wrzos, różanecznik, trzmielina, lilak);
4) **łuszczyna** i **łuszczynka**, które powstają z dwóch owocolistków, pękają dwiema klapami, a nasiona znajdują się na fałszywej przegrodzie pomiędzy nimi (np. surmia wielkokwiatowa).

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Do owoców suchych niepękających należą:

1) **orzech**, którego owocnia jest zdrewniała, a wewnątrz znajduje się jedno nasiono (np. leszczyna, lipa, dąb, buk, olsza, jesion, platan); bardzo często orzech zaopatrzony jest w aparat lotny (skrzydlak) (np. u klona, brzozy, lipy);
2) **niełupka** o owocni skórzastej, na której także bardzo często występują elementy ułatwiające rozsiewanie nasion (np. rokitnik, powojnik).

Do owoców pojedynczych, mięsistych zaliczamy jagodę oraz pestkowca. U jagody cała owocnia jest soczysta (np. jemioła, berberys, borówka, bluszcz), natomiast u pestkowca część wewnętrzna owocni (endokarp) ulega zdrewnieniu, tworząc pestkę, wewnątrz której znajduje się nasiono (np. czeremcha amerykańska, szakłak, bez czarny, orzech włoski).

Czasami w budowę owocu zaangażowane są także inne elementy kwiatu. Kiedy w jednym kwiecie jest kilka słupków umocowanych na dnie kwiatowym, to powstaje owoc zbiorowy (szupinkowy). Do owoców zbiorowych należą: owoc wielopestkowcowy, wieloorzeszkowy i wielomieszkowy. Owoc wielopestkowcowy występuje u maliny, u której z poszczególnych zalążni powstają drobne pestkowce osadzone na jednej wspólnej osi, powstałej z uwypuklonego dna kwiatowego. Owoc wieloorzeszkowy powstaje, gdy z poszczególnych zalążni kwiatu tworzą się orzeszki, które mogą być osadzone na wypukłym, rozwiniętym dnie kwiatowym, jak u truskawki, lub otoczone przez wklęsłe dno, jak u róży. Owoc wielomieszkowy jest połączeniem wielu mieszków, które są otoczone przez mięsiste dno kwiatowe (np. jabłoń, grusza).

Z przekształcenia całych kwiatostanów powstają **owocostany**. U roślin drzewiastych można spotkać owocostan pestkowcowy (np. figa) lub owocostan orzeszkowy (np. morwa).

Wewnątrz owocni znajdują się nasiona. Powierzchnia nasion jest różnie wykształcona. Może być ona gładka bądź szorstka, błyszcząca lub matowa, pokryta wyrostkami. W miejscu, w którym był sznureczek, znajduje się blizna, tzw. znaczek. Ślad po okienku występuje w formie wgłębienia. W przypadku zalążków odwróconych po wiązce przewodzącej pozostaje ślad w postaci bruzdy lub listewki, tzw. szew. W niektórych nasionach, np. u trzemieliny, na powierzchni występuje otoczka, tzw. osnówka, tworząca się z rozrastającego się sznureczka. Inne wyrostki powstające ze zrośnięcia się tkanki osłonek przy okienku noszą nazwę brodawek nasiennych. Ponadto nasiona mogą być

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

opatrzone aparatem lotnym, takim jak włoski i skrzydełka. U miłorzębów zewnętrzne warstwy łupiny są mięsiste, wskutek czego powstaje twór przypominający pestczaka. U cisa nasiono otoczone jest przez soczystą osnówkę, będącą resztkami owocolistka. U jałowca nasiona otoczone są mięsistymi, zrośniętymi trzema liśćmi, które formują twór zwany szyszkojagodą.

Uformowane dojrzałe nasiona i owoce są organami służącymi do rozprzestrzeniania się gatunku (propagacji). Drzewa korzystają z transportu biernego (allochoria), czyli ich nasiona i owoce przenoszone są przez wiatr (anemochoria), wodę (hydrochoria) lub zwierzęta (zoochoria).

Z transportu powietrznego korzystają nasiona bardzo drobne lub zaopatrzone w aparat lotny. Aparaty są różnie wykształcone, a pochodzenie ich nie jest jednakowe. Przykładowo skrzydełka na owocach klona pochodzą z owocni, skrzydlaty aparat lotny u lipy jest przekształconą podsadką, która częściowo jest zrośnięta z szypułką. Podobne funkcje jak skrzydełka mogą spełniać włoski, np. u topoli.

Wiele nasion i owoców, nawet niemających specjalnych przystosowań do tego rodzaju propagacji, po dostaniu się do wody nie tonie, lecz przez dłuższy czas może pływać, co zwiększa możliwość ich przeniesienia drogą wodną na pewną odległość od rośliny macierzystej.

Istotną rolę w transporcie odgrywają zwierzęta, a proces ten może przebiegać w różny sposób. Owoce i nasiona mogą przyczepiać się do zwierzęcia za pomocą urządzeń czepnych, np. haczyków lub kleistej substancji na powierzchni. Owoce mięsiste są zjadane przez zwierzęta, a nietrawione w przewodzie pokarmowym nasiona wydalane są w znacznej odległości od organizmu macierzystego. Ponadto nasiona i owoce mogą być gromadzone przez zwierzęta w różnych kryjówkach i tam porzucane.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Rozdział 3 | *Rozmnażanie drzew*

Rozmnażanie jest nieodzownym warunkiem istnienia życia i polega na tworzeniu nowych organizmów przez organizmy macierzyste. Ponieważ procesowi temu towarzyszy odłączenie organizmu potomnego od macierzystego, tak więc rozmnażanie połączone jest z pomnażaniem liczby osobników danego gatunku.

Podobnie jak u wszystkich roślin, także u form drzewiastych wyróżnić można dwa podstawowe typy rozmnażania: bezpłciowe i płciowe.

3.1. Rozmnażanie bezpłciowe

Rozmnażanie bezpłciowe polega na tworzeniu nowego organizmu przez jeden organizm rodzicielski bez uprzedniej redukcji materiału genetycznego (mejoza) i procesu zapłodnienia. Ten sposób rozmnażania nie jest związany z jakimiś specjalnymi grupami systematycznymi, lecz występuje z różną intensywnością u różnych roślin. Niekiedy ma on związek z warunkami siedliska i stanowi reakcję rośliny na jego oddziaływanie. Formą rozmnażania bezpłciowego u drzew jest **rozmnażanie wegetatywne** związane z odłączeniem od organizmu rodzicielskiego pewnych jego części, które przekształcają się w organizm potomny. U topoli, robinii, wiązów, sumaka, perukowców, lilaków tworzą się tzw. **odrośla korzeniowe**, które z czasem wytwarzają swoje własne systemy korzeniowe i stają się samodzielnymi roślinami (rys. 67). Ten naturalny wegetatywny sposób rozmnażania znalazł szerokie praktyczne wykorzystanie, a tzw. odkłady wykorzystywane są w leśnictwie i ogrodnictwie.

W przypadku nielicznych roślin drzewiastych mamy także do czynienia z pędami rozłogowymi. Pędy takie wyrastają z szyi korzeniowej i płożą się na powierzchni lub płytko pod ziemią. Na ich powierzchni można odnaleźć drobne, bezbarwne, łuskowate liście wyrastające z węzła, a z co drugiego węzła może wyrastać nowa roślina (np. róża, żurawina).

Ze zjawiskiem rozmnażania wegetatywnego związany jest problem starzenia się uzyskiwanego tą drogą potomstwa. Rozmnażanie wegetatywne jest bowiem zwielokrotnieniem tego samego organizmu (klonem). W wielu przypadkach zjawisko starzenia się klonu niczym się nie uzewnętrznia, np. plantacje

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Rys. 67. Pędy odroślowe z pniaka (A) i korzeni (B)

bananowca. Niekiedy jednak rośliny rozmnażające się tylko wegetatywnie wykazują po pewnym czasie objawy pewnej degeneracji, np. topola włoska.

3.2. Rozmnażanie płciowe

Rozmnażanie płciowe (gamogonia) polega na połączeniu dwóch zróżnicowanych płciowo, haploidalnych komórek (gamet). Produktem zlania się obu gamet jest zygota, która bezpośrednio po powstaniu, lub po okresie spoczynkowym, podejmuje podziały, w następstwie czego tworzy się zarodek.

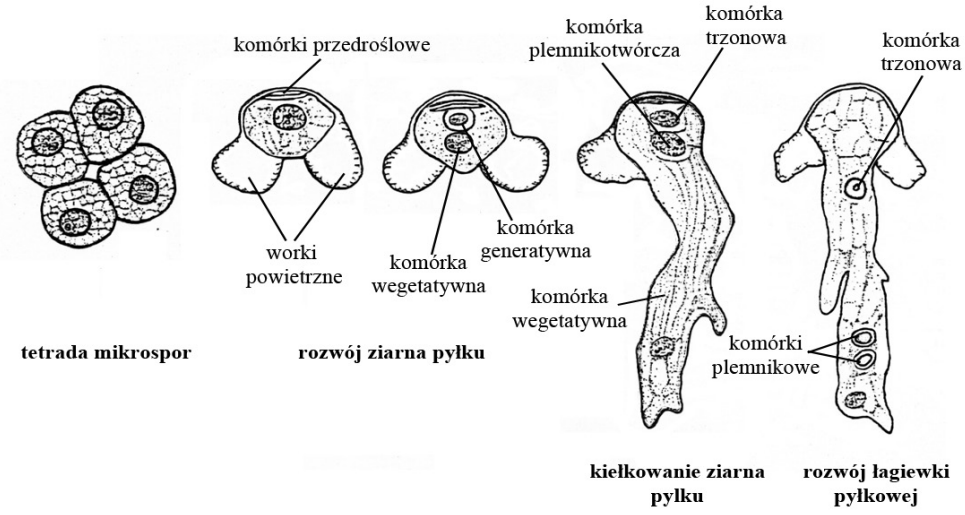
Proces kwitnienia roślin drzewiastych zazwyczaj różni się od tego obserwowanego u roślin zielnych. Najbardziej zauważalna różnica dotyczy okresu między rozpoczęciem procesu zawiązywania kwiatu a momentem wykształcenia kwiatu w pełni rozwiniętego.

U pewnych drzew i krzewów pąki kwiatowe zawiązują się na pędach pochodzących z tego samego roku i w tym samym sezonie dochodzi do pełnego rozwoju kwiatu. Taki brak przerwy między wczesnymi i późniejszymi etapami rozwoju kwiatu występuje np. u kasztana jadalnego. Jednak u większości roślin drzewiastych klimatu umiarkowanego proces zawiązywania się kwiatów rozpoczyna się w ciągu lata i zachodzi wewnątrz pąków spoczynkowych. Rozwój

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

poszczególnych elementów kwiatu ulega zahamowaniu już we wczesnej fazie, a wznowienie następuje na wiosnę roku następnego. Przykładem są dęby, jesiony, klony, wiązy i sosny. U pewnych gatunków pąki kwiatowe są zdolne do wzrostu w temperaturach niższych od temperatur wymaganych do wzrostu pąków wegetatywnych. Stąd też kwiaty wydostają się z pąków wcześniej niż liście, np. u leszczyny, wierzby, wiązu, jesiona i dębu.

U drzew szpilkowych kwiaty są jednopłciowe. Kwiatostanem męskim jest szyszka. Pręciki (mikrosporofile) mają postać łuskowatą (np. u sosny) lub tarczowatą (np. u cisa), u podstawy których znajdują się po dwa woreczki pyłkowe (mikrosporangia). Woreczki pyłkowe zaopatrzone są w tzw. egzotecjum, twór pochodzenia epidermalnego, który działa jako aparat kohezyjny. Pod epidermą znajduje się tkanka odżywcza (tapetum), a w środku tkanka archesporialna. Komórki archesporu przechodzą podział redukcyjny, tworząc tetrady ziaren pyłku (mikrospory, 1n) (rys. 68). Ściana ziarna pyłku składa się z dwóch warstw: wewnętrznej, celulozowej, zwanej intyną i zewnętrznej, zwanej egzyną, która przesycona jest sporopoleniną, substancją odporną na działanie biotycznych i abiotycznych czynników zewnętrznych. Wybrzuszenie zewnętrznej warstwy egzyny powoduje powstanie worków powietrznych, umożliwiających rozsiewane ziaren pyłku przez wiatr. Ziarna pyłku prze-

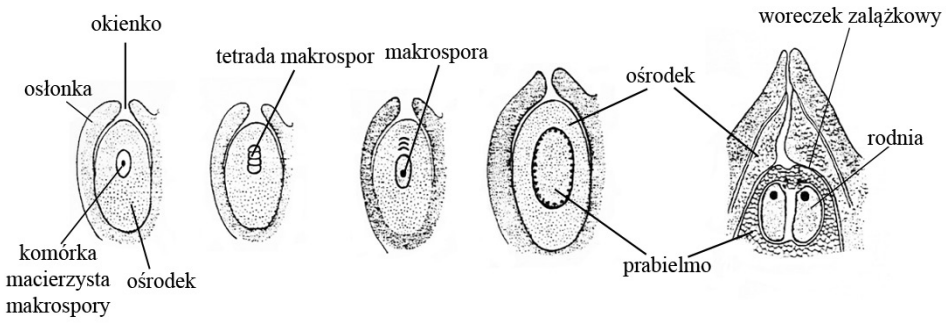


Rys. 68. Powstawanie i budowa gametofitu męskiego drzewa szpilkowego

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

kształcają się w przedrośle męskie jeszcze wewnątrz woreczka pyłkowego. W wyniku podziałów mitotycznych powstaje kilka komórek przedroślowych oraz duża komórka wegetatywna i mała generatywna. Najczęściej w tym stadium ziarno pyłku opuszcza pylnik.

Kwiaty żeńskie także są zredukowane, a ich skupienie na wspólnej osi tworzy szyszkowaty kwiatostan (rys. 69). Na osi osadzone są, zlokalizowane zewnętrznie, grube łuski wspierające oraz wewnętrzne łuski nasienne, odpowiadające owocolistkom. Z tkanki owocolistka, z miejsca zwanego łożyskiem tworzy się **zalążek**. U sosny znajdują się dwa zalążki na jednym owocolistku. Zalążki na owocolistkach nie są niczym okryte (rys. 69). Mają one jedną osłonkę (integument) tworzącą na szczycie okienko (mikropyle) i znajdujący się wewnątrz ośrodek. W dolnej części znajduje się sznureczek, za pomocą którego zalążek jest połączony z łożyskiem. Formowanie gametofitu żeńskiego rozpoczyna się od odróżnicowania jednej komórki ośrodka, która staje się komórką macierzystą makrospory. Komórka ta przechodzi podział redukcyjny, w wyniku czego powstaje tetrada makrospor. Trzy z nich zanikają, a jedna przekształca się z komórkę woreczka zalążkowego (makrosporę, 1n). Jądro tej komórki przechodzi wielokrotne podziały, w wyniku czego powstają liczne jądra potomne, wokół których odtwarza się ściana komórkowa. W ten sposób powstaje przedrośle żeńskie, tzw. bielmo pierwotne. Na biegunie skierowanym do okienka wykształca ono rodnie, których liczba waha się od 2 do 8. Przykładowo u sosny rodnia zawiera jedną dużą komórkę jajową i jedną komórkę kanałowo-brzuszną oraz szyjkę zbudowaną z kilku komórek.



Rys. 69. Powstawanie i budowa gametofitu żeńskiego drzewa szpilkowego

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Proces **zapylenia** polega na przeniesieniu ziarna pyłku w okolice okienka zalążka. Następnie dochodzi do kiełkowania pyłku, wyrasta łagiewka pyłkowa, która przerasta tkankę ośrodka i kieruje się ku rodniom. Podczas rozwoju łagiewki dochodzi do przemian w obrębie komórki generatywnej. Podlega ona podziałowi, w wyniku którego powstaje komórka trzonowa, przylegająca do zanikających komórek przedroślowych, oraz komórka generatywna właściwa, przechodząca do łagiewki, która dzieli się na dwie komórki plemnikowe.

Zapłodnienie polega na połączeniu jednej komórki plemnikowej z komórka jajową. Procesy zapylenia i zapłodnienia najczęściej są rozdzielone w czasie. Przykładowo u sosny do procesu zapłodnienia dochodzi po roku od chwili przeniesienia ziarna pyłku w okolice zalążka.

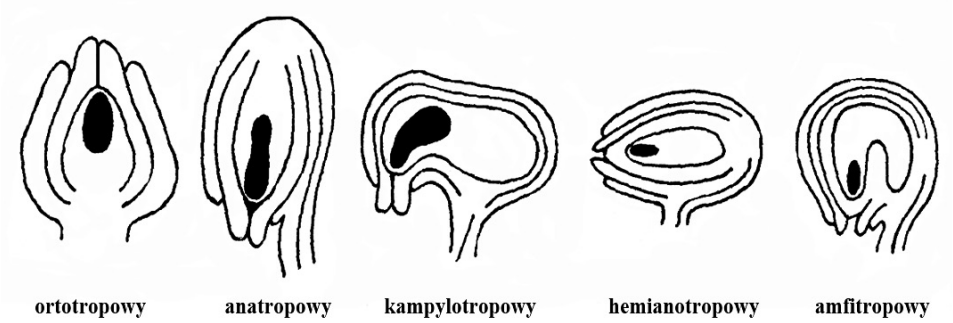
Po zapłodnieniu bielmo pierwotne rozrasta się, gromadzi materiały zapasowe i absorbuje znaczną część otaczającego je ośrodka. Zygota powstała po zlaniu się komórki plemnikowej i komórki jajowej intensywnie się dzieli, wytwarzając tkanki zarodka. Ze środkowych pięter komórek prazarodka powstaje wieszadełko, a zarodek wykształca się z jego najniższych partii. Zarodek składa się z 2–15 liścieni, zawiązka pędu, części podliścieniowej (hypokotyla) i zawiązka korzenia.

Dojrzałe nasiono okryte jest powstałą z osłonki łupiną nasienną, która zwykle jest twarda i spełnia funkcję ochronną. Ich ściany komórkowe grubieją, drewnieją lub korkowacieją i tworzą z powstałej łupiny organ chroniący wnętrze nasiona przed szkodliwym wpływem czynników zewnętrznych. Uformowanie się nasiona zamyka cykl rozwojowy rośliny.

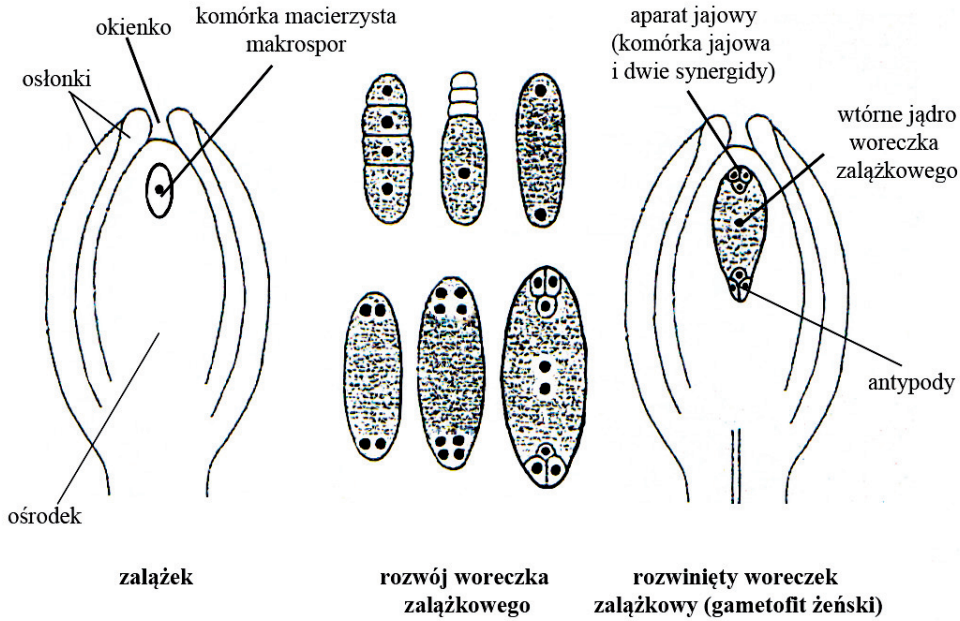
Gametofitem żeńskim u drzew liściastych jest **woreczek zalążkowy**. Powstaje on w zalążku, który zlokalizowany jest w zalążni słupka. Uwypuklenie się zalążni w obszarze zwanym łożyskiem jest początkowym etapem tworzenia zalążka. W budowie zalążka wyróżnić można sznureczek (feniculus), osadkę (chalaza), ośrodek (nucellus), osłonki (integumentum) i okienko (micropyle). Istnieje kilka typów zalążków (rys. 70). Do najczęściej spotykanych należą: zalążek prosty (ortotropowy), w którym okienko jest oddalone od łożyska, zalążek odwrócony (anatropowy), gdy okienko znajduje się obok łożyska oraz forma pośrednia – zalążek zgięty (kampylotropowy).

Tworzenie **gametofitu żeńskiego** (rys. 71) rozpoczyna się od odróżnicowania się jednej komórki w drugiej warstwie komórek ośrodka. Przechodzi ona podział redukcyjny (mejoza), w wyniku czego powstaje tetrada makrospor, leżąca zwykle w jednym rzędzie. Trzy bliżej okienka giną, a czwarta staje się

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 70. Rodzaje zalążków



Rys. 71. Powstawanie i budowa gametofitu żeńskiego drzewa liściastego

komórką macierzystą woreczka zalążkowego (gametofitu żeńskiego). Przechodzi ona trzy podziały mitotyczne, w wyniku czego powstaje ośmiokomórkowy twór. Po cztery komórki skupione są na dwóch biegunach. Od każdego z tych skupień biegunowych oddziela się jedno jądro i wędruje do środka woreczka. Jądra te ulegają połączeniu (zespoleniu) i powstaje diploidalne wtórne jądro woreczka zalążkowego. Trzy jądra znajdujące się na biegunie mikropylarnym

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

otaczają się cytoplazmą i tworzą aparat jajowy, w którym występuje komórka jajowa oraz dwie komórki pomocnicze (synergidy). Trzy jądra na biegunie chalazalnym (antypody) także otaczają się cytoplazmą i ścianą.

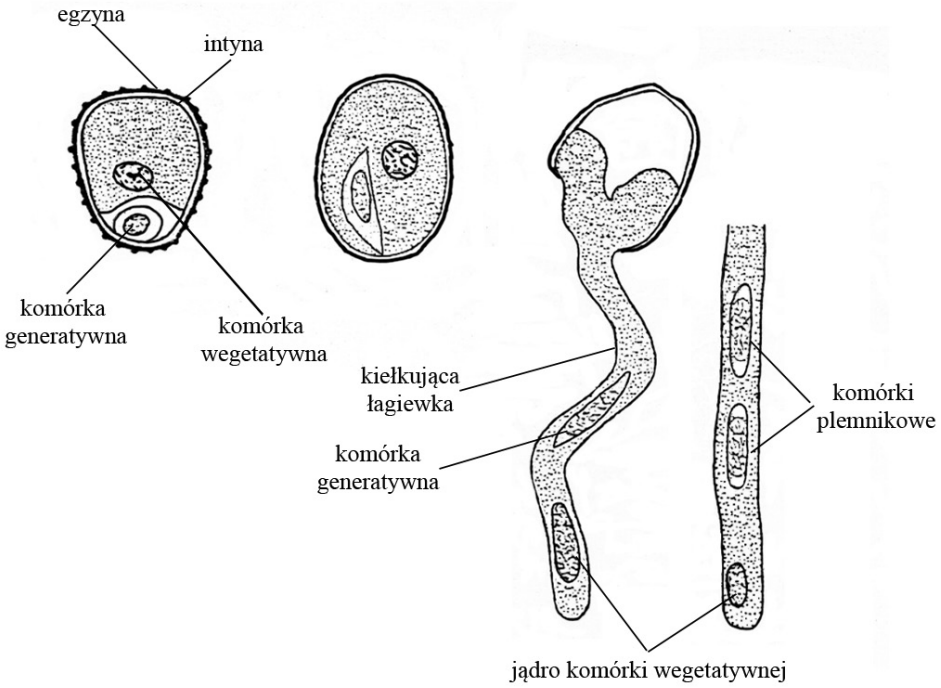
Gdy ziarno pyłku trafia na znamię słupka, mówimy o zapyleniu. Dla roślin korzystniejsze jest zapylenie krzyżowe, pyłkiem pochodzącym z innej rośliny tego samego gatunku. Zapylenie może być dokonywane przez zwierzęta (zoogamia), najczęściej owady (entomogamia), i wiatr (anemogamia). Kwiaty owadopylne mają dobrze rozwinięty system wabiący, jak barwne powabnie, miodniki, gruczoły wydzielające substancje zapachowe, a pyłek łatwo się skleja.

W naszej strefie klimatycznej ok. 20% wszystkich roślin to gatunki zapylane przez wiatr. Kwiaty tych gatunków zwykle pozbawione są okwiatu (powabni). Ich pyłek jest lekki, sypki i produkowany w dużych ilościach. Pręciki mają długie i wiotkie nitki, a znamiona słupków są długie i często pokryte włoskami.

Ziarna pyłku powstają w woreczkach pyłkowych pylnika (rys. 72). Komórki tkanki archesporialnej przechodzą mejozę. Powstaje tetrada haploidalnych komórek, które rozwijają się w mikrospory. Każde ziarno otacza się intyną i egzyną. Protoplast dzieli się na dużą komórkę wegetatywną i małą komórkę generatywną. Komórki te stanowią silnie zredukowany gametofit męski. Ziarna pyłku, które dostały się na znamię słupka, kiełkują i wytwarzają zwykle po jednej łagiewce pyłkowej, kierującej się do woreczka zalążkowego. Do tworzącej się łagiewki przechodzi jądro wegetatywne oraz komórka generatywna, która jeśli jeszcze nie przeszła podziału, to właśnie teraz dzieli się na dwie komórki plemnikowe. Gdy łagiewka dotrze do aparatu jajowego, wylewa swoją zawartość. Jedna komórka plemnikowa łączy się z komórką jajową, natomiast druga z wtórnym jądrem woreczka zalążkowego, a sam proces zwany **podwójnym zapłodnieniem** jest charakterystyczny dla roślin okrytonasiennych. Z zapłodnionej komórki jajowej powstaje zygota, która przekształca się w zarodek. Z kolei diploidalne wtórne jądro woreczka przekształca się w triploidalne jądro pierwotne bielma (endosperm), z którego powstanie bielmo.

Zapłodniona komórka jajowa (zygota) przechodzi podziały, w wyniku których powstaje wydłużony, wielokomórkowy twór, tzw. prazarodek. Jego szczytowa komórka przekształca się w zarodek, reszta komórek utworzy wieszadełko (suspensor). Komórka szczytowa dzieli się, tworząc początkowo postać kulistą zarodka, który podlega coraz większemu zróżnicowaniu. Ostatecznie zarodek zbudowany jest z zawiązka korzenia (radicula), części podliścieniowej

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

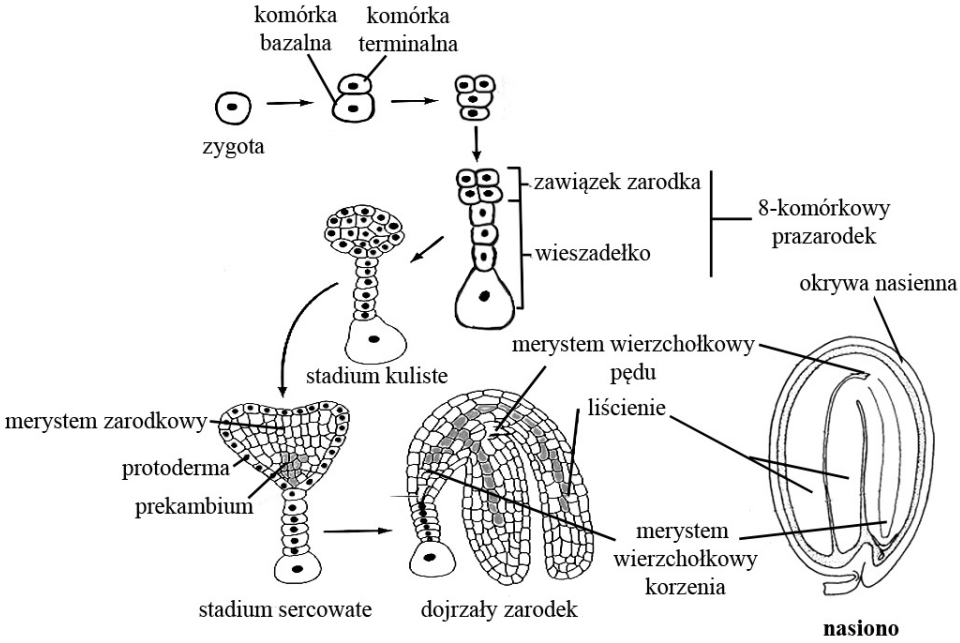


Rys. 72. Powstawanie i budowa gametofitu męskiego drzewa liściastego

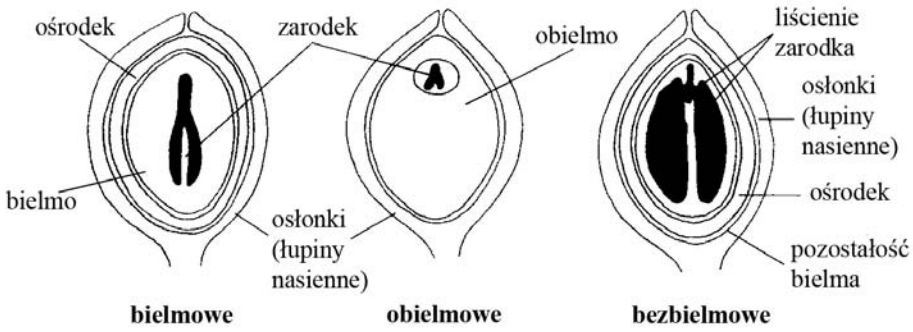
(hypokotyla), liścieni i wierzchołka wzrostu pędu (rys. 73). Triploidalne jądro bielmowe przechodzi szereg podziałów, którym może towarzyszyć odbudowa ścian komórkowych. Podczas formowania się zarodka bielmo może zostać zużyte, wtedy powstające nasiono jest go pozbawione (nasiona bezbielmowe), a substancje odżywcze niezbędne do kiełkowania i początkowych faz wzrostu siewki zawarte zostają w liścieniach. W pewnych przypadkach bielmo jest zachowane i stanowi tkankę zapasową zarodka (nasiona bielmowe). Z kolei w nasionach obielmowych poza bielmem – tkanką spichrzową może być również ośrodek, który zostaje zachowany jako tkanka wokół bielma (obielmo) (rys. 74).

Podczas tworzenia nasiona osłonki zalążka grubieją, drewnieją lub korkowacieją i tworzą ochronną łupinę nasienną. Konsekwencją procesów zapylenia i zapłodnienia nie są tylko zmiany w zalążkach i powstawanie nasion, lecz także zmiany w całym kwiecie. Pręciki, korona i szyjka słupka więdną i odpadają. Zalążnia ulega z kolei zmianom rozwojowo-morfologicznym, przekształcając się w owocnię.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

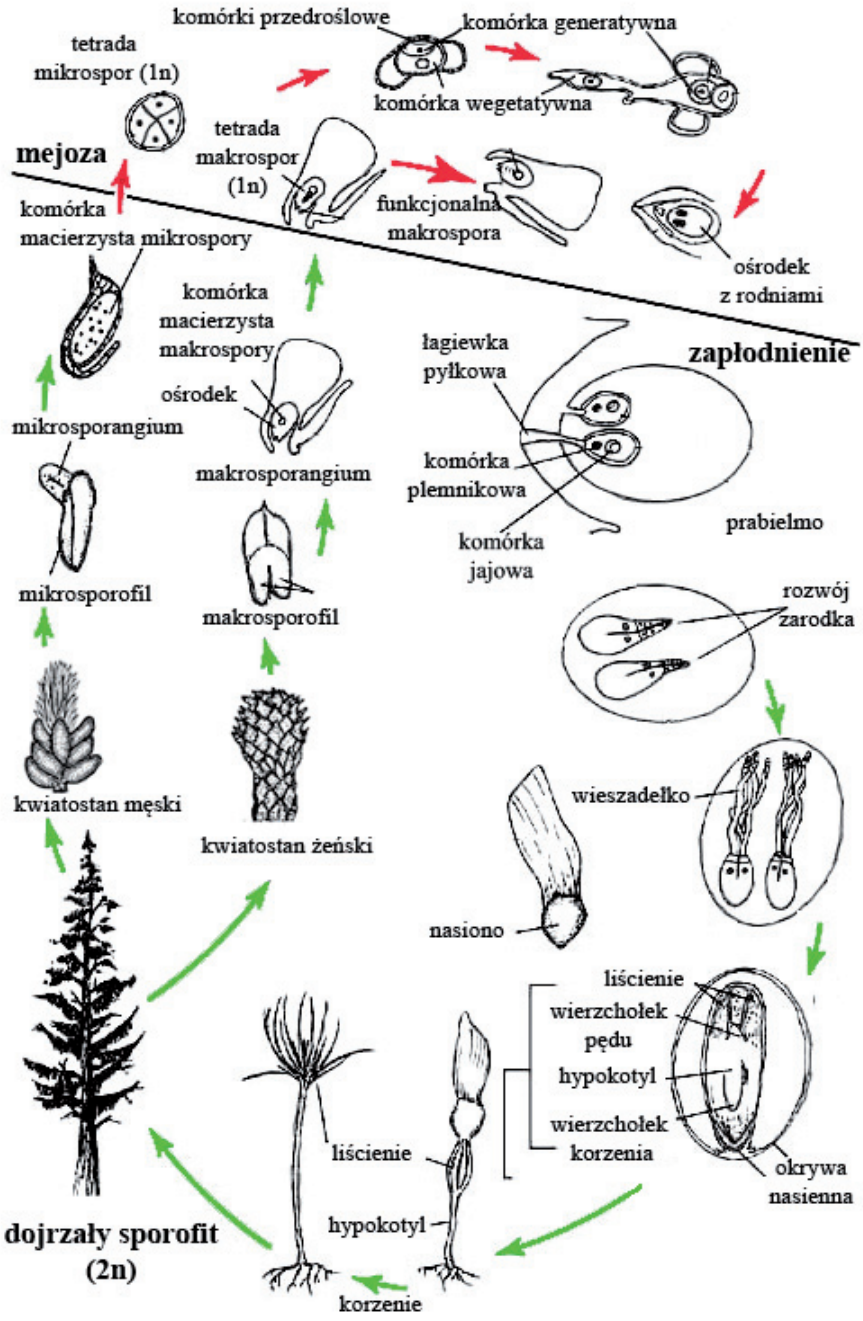


Rys. 73. Rozwój zarodka



Rys. 74. Tkanki spichrzowe nasion

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

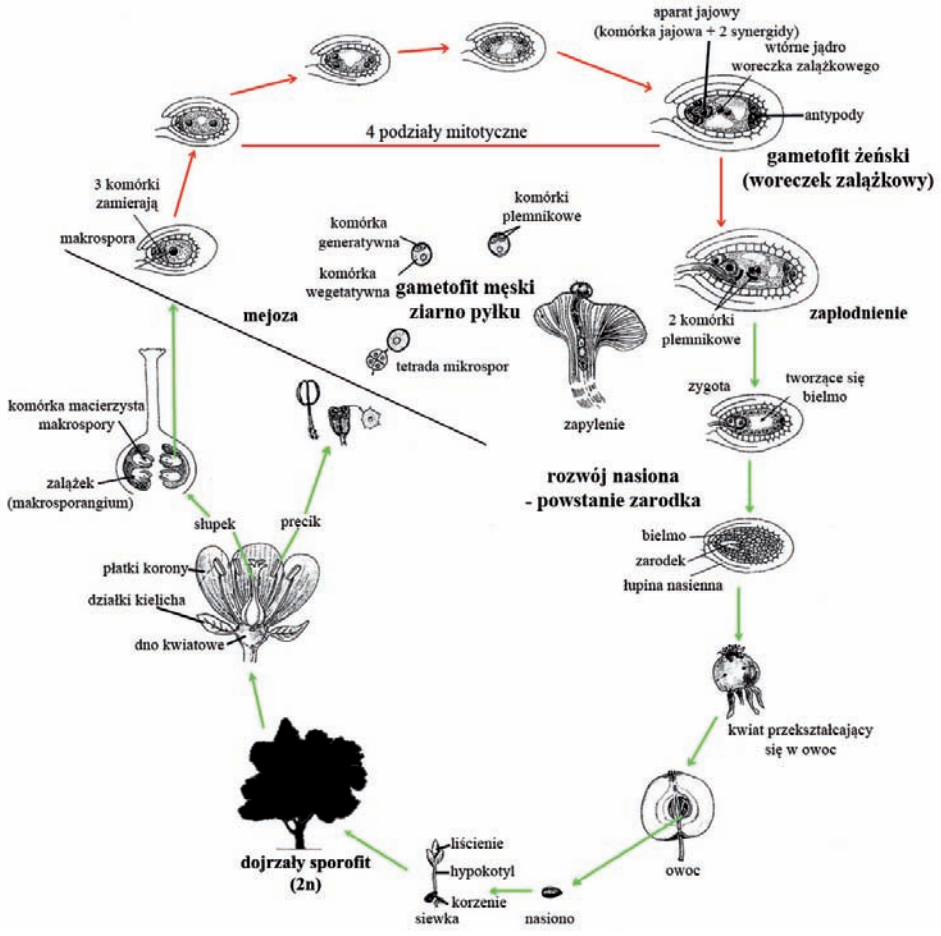


Rys. 75. Cykl rozwojowy drzew szpilkowych (→ gametofit, → sporofit)

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

3.3. Cykle rozwojowe

U roślin nasiennych, podobnie jak u innych organowców, istnieje **przemiana pokoleń,** czyli regularne następowanie po sobie dwóch pokoleń, które różnią się sposobem rozmnażania i są odmiennie zbudowane. Zazwyczaj przemiana pokoleń jest związana z równoczesną przemianą faz jądrowych. Dominującym pokoleniem zarówno u drzew szpilkowych (rys. 75), jak i liściastych (rys. 76) jest sporofit, będący samodzielną fotosyntetyzującą rośliną, a gametofit osiągnął tu maksimum redukcji, zatracił zupełnie samodzielność i otoczony jest przez tkanki sporofitu. U roślin tych proces zapłodnienia jest całkowicie niezależny od wody, transportowane są bowiem ziarna pyłku (mikrospory).



Rys. 76. Cykl rozwojowy drzew liściastych (→ gametofit, → sporofit)

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Część druga | *Fizjologia drzew*

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

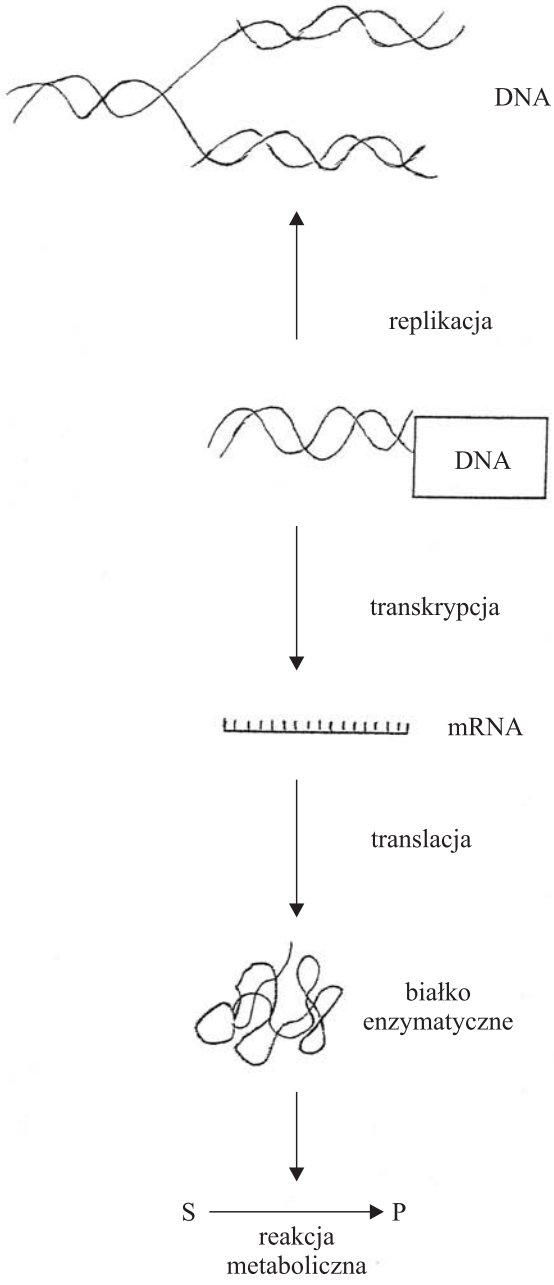
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Rozdział 4 | *Podstawy procesów życiowych*

4.1. Podstawy molekularne i metaboliczne

Podstawowym sposobem regulacji metabolicznej w organizmie jest kontrola syntezy specyficznych białek komórkowych. Jest ona powiązana bezpośrednio z kontrolą ekspresji informacji genetycznej. Niemal cała informacja dotycząca budowy organizmu roślinnego, jego funkcjonowania i rozwoju zawarta jest w jądrze komórkowym i zlokalizowana w strukturze **DNA** (kwasu deoksyrybonukleinowego). Tylko niewielka część informacji znajduje się w DNA chloroplastów i mitochondriów. Informacja ta jest przekazywana do nowo powstających komórek w wyniku **replikacji DNA** w czasie podziału komórek embrionalnych merystemów, a podczas rozmnażania roślin – komórkom generatywnym tworzącym następne pokolenia. DNA jest swoistym bankiem informacji i centrum sterowania wszystkimi procesami metabolicznymi komórki. W jego strukturze zakodowana jest, przekazywana z pokolenia na pokolenie (replikacja), informacja o strukturze wszystkich białek komórki, a przez to, pośrednio, o procesach zachodzących w komórce oraz substancjach, które w tych procesach powstają. Replikacja DNA zachodzi w fazie S interfazy cyklu komórkowego. Informacja występująca w DNA dotyczy budowy białek komórkowych, różnych rodzajów **RNA** niekodujących białek (rRNA, tRNA, snRNA), a także sposobu odczytywania kodu. Sekwencje zasad azotowych (purynowych i pirymidynowych) w łańcuchu DNA określają zarówno ułożenie aminokwasów w powstających białkach, jak i to, jakie białka są syntetyzowane w określonym etapie rozwoju rośliny, w jakim jej miejscu i w jakich warunkach środowiskowych. Podstawowe założenie biologii molekularnej stanowi, że informacja genetyczna mieszcząca się w DNA jest przepisywana (transkrypcja) w postaci cząsteczek RNA, które są komplementarne do DNA i następnie ulegają przetłumaczeniu (translacji) na strukturę specyficznych białek (rys. 77). Białka enzymatyczne katalizują przebieg wszystkich procesów metabolicznych. Skład białek syntetyzowanych w komórce decyduje bezpośrednio bądź pośrednio (przez produkty katalizowanych reakcji) o jej budowie i funkcjach fizjologicznych. To z kolei rzutuje na odpowiednią budowę oraz funkcję tkanek i organów, a także na roślinę jako całość.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 77. Przepływ informacji genetycznej w komórce

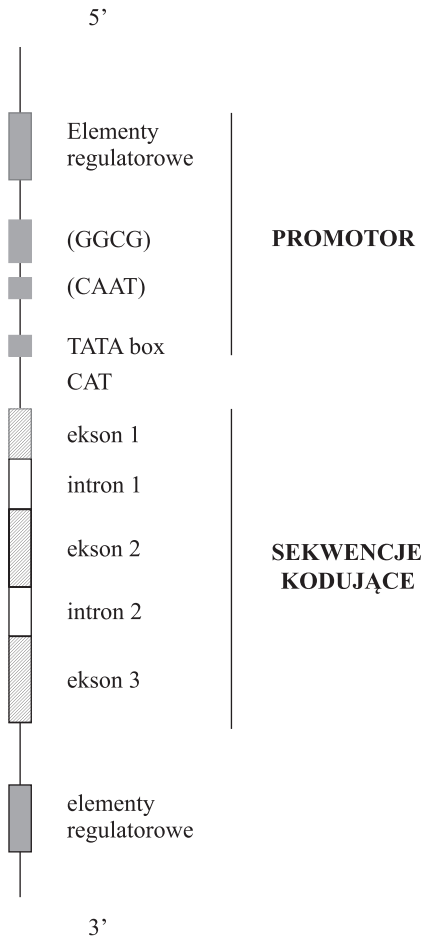
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

DNA jest podzielony na odcinki zwane genami. **Gen** jest to odcinek DNA zawierający sekwencję nukleotydów, która po transkrypcji do RNA, jest przekładana na sekwencję aminokwasów łańcucha polipeptydowego w procesie translacji. Wielkość genu, czyli fragmentu DNA, zależy od długości łańcucha peptydowego, który powstaje przy udziale tego genu. Jeden gen może być zbudowany z kilkuset do kilku tysięcy par nukleotydów. Geny ułożone wzdłuż nici DNA są zwykle przedzielone odcinkami DNA niepodlegającymi transkrypcji ani translacji. Wszystkie geny występujące w komórkach somatycznych danego organizmu tworzą genom. **Genom** jest to haploidalny zespół chromosomów wraz z zawartymi w nich genami. Nie wszystkie geny służą do kodowania białek. Uważa się, że około 60% całkowitego DNA nie ma zdolności do kodowania. Także w strukturach genów podlegających ekspresji istnieją sekwencje niekodujące (introny). Wydaje się, że w chromosomach organizmów wyższych zaledwie około 10–20% DNA służy do kodowania białek.

Geny w komórkach eukariotycznych mają strukturę podzieloną (nieciągłą). Składają się one z odcinków zawierających sekwencje nukleotydowe kodujące białka (**eksony**), przedzielone fragmentami niekodującymi (**introny**). Transkrypcja genu rozpoczyna się od kodonu „start" (tryplet CAT) i przebiega w kierunku końca 3′ nici DNA (rys. 78). Proces ten jest katalizowany przez zależne od DNA polimerazy. Polimeraza II katalizuje transkrypcję mRNA, natomiast polimerazy I i III katalizują syntezę innych rodzajów RNA (rRNA, tRNA i snRNA). Każdy gen eukariotyczny ma swoje własne sekwencje regulatorowe odpowiedzialne za przebieg procesów transkrypcji i translacji. Region genu sąsiadujący z końcem 5′ stanowi **promotor** zawierający sekwencję CAT (kodon „start"), TATA box (warunkuje przyłączanie się polimerazy do genu) oraz sekwencje CAAT oraz GGCG (regulują częstość inicjacji transkrypcji). W regionie promotorowym oraz blisko końca 3′ genu znajdują się **elementy regulatorowe**, których działanie polega na modyfikacji ekspresji genu. Pewne sekwencje wzmacniają, inne zaś hamują przebieg transkrypcji. Niektóre elementy regulatorowe mogą pełnić swą funkcję dopiero po ich zaktywowaniu przez specyficzne **czynniki transkrypyjne** (białka bądź specyficzne cząsteczki RNA). Czynniki transkrypcyjne są syntetyzowane w wyniku ekspresji innych genów.

W procesie transkrypcji matrycą do syntezy RNA jest dwuniciowy DNA. Podstawowym enzymem biorącym udział w transkrypcji jest **polimeraza**

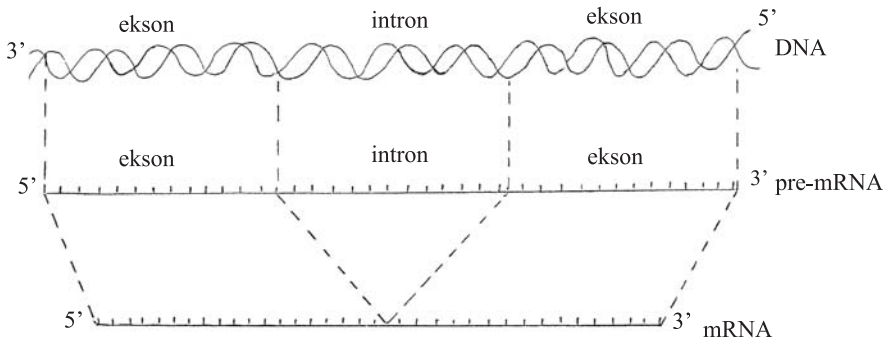
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 78. Struktura genu w komórce eukariotycznej

RNA, która powoduje rozplatanie podwójnej nici DNA na krótkim odcinku. Polimeraza RNA przyłącza się do określonej sekwencji zasad w promotorze i syntetyzuje łańcuch mRNA w kierunku od końca 5′ do końca 3′, na bazie jednej nici DNA. Sekwencja nukleotydów w syntetyzowanej nici RNA jest jednoznacznie wyznaczona przez sekwencję nukleotydów w matrycowej nici DNA. Substratami w procesie transkrypcji są trifosforany rybonukleozydów. Pierwszym produktem transkrypcji jest pre-mRNA będący dokładnym „odbiciem" przepisywanego odcinka DNA, ponieważ transkrybowane są zarówno eksony, jak i introny (rys. 79). Kolejny etap, zwany dojrzewaniem RNA, po-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 79. Transkrypcja w komórce eukariotycznej

lega na enzymatycznym wycinaniu z pierwotnego transkryptu (pre-mRNA) sekwencji intronowych i łączeniu sekwencji eksonowych. Powoduje to, że końcowy produkt transkrypcji (mRNA) jest krótszy od przepisywanego odcinka DNA i zawiera tylko sekwencje kodujące informację genetyczną. Powstały w jądrze mRNA jest następnie łączony z białkami, w celu ochrony przed enzymami nukleolitycznymi, oraz transportowany do cytoplazmy, gdzie wraz z tRNA i rRNA bierze udział w procesie translacji, czyli biosyntezy białek na rybosomach.

Istotą translacji jest przełożenie informacji zawartej w sekwencji nukleotydów mRNA (przepisanej z DNA) na sekwencję aminokwasów w tworzonym białku. Sekwencja nukleotydów mRNA tworzy **kod genetyczny**. Kod ten jest trójkowy, czyli dana trójka zasad (triplet) koduje określony aminokwas i nazywana jest **kodonem** (tab. 2).

Kluczową rolę w przepisaniu informacji genetycznej z mRNA na białko odgrywa transfer (t)RNA. W cząsteczce tRNA znajduje się trójka nukleotydów, zwana **antykodonem**, która jest komplementarna do odpowiedniego kodonu na mRNA. Zatem w tym szczególnym miejscu powstającego białka, gdzie antykodon przyłącza się do kodonu, zostaje wbudowany określony, niesiony przez tRNA, aminokwas. Białko powstaje więc na rozpostartym na rybosomach (zazwyczaj kilku – tworzących polisomy) mRNA.

Tak więc o sekwencji aminokwasów w białku decyduje informacja genetyczna zawarta w DNA, przepisana następnie na sekwencję kodonów w mRNA. Z kolei do kodonu przyłącza się komplementarny antykodon z tRNA, który włącza odpowiedni aminokwas w konkretne miejsce w tworzącym się białku.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Tab. 2. Kod genetyczny. Kodony sensowne (61) i niesensowne (terminalne 3)

Druga litera							
		U	C	A	G		
Pierwsza litera	U	UUU Phe UUC UUA Leu UUG	UCU UCC Ser UCA UCG	UAU Tyr UAC UAA Term. UAG Term.	UGU Cys UGC UGA Term. UGG Trp	U C A G	Trzecia litera
	C	CUU CUC Leu CUA CUG	CCU CCC Pro CCA CCG	CAU His CAC CAA Gln CAG	CGU CGC Arg CGA CGG	U C A G	
	A	AUU AUC Ile AUA AUG Met	ACU ACC Thr ACA ACG	AAU Asn AAC AAA Lys AAG	AGU Ser AGC AGA Arg AGG	U C A G	
	G	GUU GUC Val GUA GUG	GCU GCC Ala GCA GCG	GAU Asp GAC GAA Glu GAG	GGU GGC Gly GGA GGG	U C A G	

Geny eukariotyczne nie są zorganizowane w operony tak jak u prokariotów. Toteż każdy gen ma własne sekwencje regulatorowe odpowiedzialne za to kiedy, gdzie i jak będzie przebiegała jego transkrypcja i translacja. Pomiędzy przekazywaniem informacji genetycznej u organizmów prokariotycznych i eukariotycznych istnieją pewne różnice. W komórkach prokariotycznych nie ma ściśle wyodrębnionego z cytoplazmy jądra (brak otoczki jądrowej), zatem zarówno transkrypcja, jak i translacja przebiegają w cytoplazmie, i to praktycznie w tym samym czasie. W komórkach eukariotycznych transkrypcja i translacja są rozdzielone w przestrzeni i czasie. W DNA organizmów prokariotycznych

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

sekwencje kodujące ułożone są w sposób ciągły, u eukariotów zaś sekwencje kodujące (eksony) są przedzielone sekwencjami niekodującymi (intronami).

Jak już wspomniano, procesy biosyntezy kwasów nukleinowych i białek zachodzą w komórce roślinnej także w mitochondriach i chloroplastach. Jednakże z białek niezbędnych do ich funkcjonowania tylko około 5–10% jest syntetyzowana wewnątrz tych organelli. Olbrzymia większość powstaje w cytoplazmie na matrycy jądrowego DNA i jest transportowana do mitochondriów i chloroplastów.

Cały zasób informacji o budowie, rozwoju i funkcjonowaniu rośliny jest więc zawarty w strukturze DNA. Odczytanie informacji genetycznej polega na procesach transkrypcji i translacji, czego wynikiem jest wytworzenie białek o ściśle określonych właściwościach. Należy jednak zdawać sobie sprawę, że DNA przekazuje znacznie więcej informacji niż tylko pierwszorzędową strukturę łańcuchów polipeptydowych. Przekazuje także informację o szczegółowym przebiegu transkrypcji i translacji wraz z miejscem lokalizacji wytworzonego białka oraz czasem jego trwania. W DNA znajdują się także informacje o tym, gdzie i kiedy w trakcie rozwoju rośliny poszczególne geny ulegną ekspresji. Informacje te są zazwyczaj zawarte w sekwencjach nukleotydów blisko sąsiadujących z tymi genami. Wszystkie te szczegółowe informacje są odpowiednio koordynowane. Funkcje te pełnią zespoły **genów homeotycznych**, które monitorują przebieg procesów rozwojowych, wytwarzając nieduże białka bądź RNA (czynniki transkrypcyjne). Czynniki transkrypcyjne kontrolują transkrypcję podlegających ekspresji genów.

W każdej żywej komórce roślinnej zachodzą reakcje chemiczne kontrolowane przez biologiczne katalizatory, szczególnie zbudowane białka zwane enzymami. Reakcje te tworzą szlaki bądź drogi metaboliczne, są swoistą maszynerią leżącą u podstaw zjawisk życiowych. Dzięki nim komórka może przeprowadzać ciągi skomplikowanych reakcji biochemicznych, może rosnąć, dzielić się i specjalizować. **Metabolizm** to ogół zachodzących w komórce reakcji biochemicznych (enzymatycznych), które umożliwiają wymianę materii i energii pomiędzy komórką a środowiskiem.

Szlaki metaboliczne dzielą się na ciągi reakcji anabolicznych i katabolicznych.

Anabolizm to reakcje prowadzące do syntezy związków złożonych z prostych substratów.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Katabolizm to szlaki degradacji związków złożonych do związków prostych. Procesy kataboliczne wiążą się bardzo często z uwalnianiem energii.

Związki powstające u roślin w trakcie różnych procesów metabolicznych można podzielić na metabolity pierwotne i wtórne.

Metabolity pierwotne są to substancje występujące w każdym żywym organizmie, także roślinie, które odgrywają podstawową rolę w przemianach warunkujących procesy życiowe. Należą tutaj związki wielkocząsteczkowe jak kwasy nukleinowe, białka, polisacharydy, cukry proste, lipidy, kwasy organiczne, aminokwasy i porfiryny.

Metabolity wtórne to zróżnicowane grupy swoistych substancji chemicznych wytwarzanych przez różne rośliny, niejednokrotnie w dużych stężeniach, których rola biologiczna nie jest do końca poznana. Należą tutaj takie substancje jak: terpenoidy, sterole, garbniki, alkaloidy, żywice, fenole i wiele innych.

Należy jednak zaznaczyć, że charakter szlaku metabolicznego, anaboliczny czy kataboliczny, określa tylko sumaryczny kierunek zachodzących w nim reakcji, tzn. syntezy bądź rozkładu. Natomiast pojedyncze reakcje składające się na dany szlak metaboliczny mogą być reakcjami zarówno syntezy, jak i rozkładu, bez względu na ogólny charakter szlaku.

Szlaki anaboliczne są katalizowane przez inne enzymy i przebiegają z reguły za pośrednictwem innych metabolitów niż szlaki kataboliczne. Istnieją jednakże drogi metaboliczne łączące procesy anaboliczne i kataboliczne, są to szlaki **amfiboliczne**. Zalicza się do nich np. cykl Krebsa (kwasu cytrynowego), ponieważ związki (metabolity) powstające w tym cyklu są zarówno produktami rozkładu związków bardziej złożonych, jak i substratami do nowych reakcji syntezy.

Wszystkie procesy życiowe przebiegające w organizmach są ściśle uzależnione od dostępności i przemian **energii**. W komórkach istnieją związki zawierające wiązania wysokoenergetyczne (makroergiczne). Są to przede wszystkim trifosforany rybonukleozydów: adenozynotrifosforan (ATP), guanozynotrifosforan (GTP), urydynotrifosforan (UTP) i cytydynotrifosforan (CTP). Biorą one udział zarówno w reakcjach uwalniających energię, jak i w reakcjach wymagających nakładu energii. Przenoszą zatem energię chemiczną w układach biologicznych. Prawie wszystkie przemiany biochemiczne zachodzące w komórce są ciągami następujących po sobie reakcji, w których produkty stają się substratami dalszych przemian. Nukleozydotrifosforany są ważnymi elementami wiążącymi reakcje, są związkami, przez które przepływa cały stru-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

mień energii komórkowej. Uniwersalność tych przekaźników energii polega na tym, że energia wiązań chemicznych może być wykorzystywana przez komórkę do przeprowadzania różnorodnych czynności, jak ruch, biosyntezy czy aktywny transport. Energia w ATP zawarta jest w wysokoenergetycznych wiązaniach fosforanowych. Energia ta jest uwalniana, gdy ATP ulega hydrolizie do ADP (adenozynodifosforan) i fosforanu nieorganicznego (P_i). Ewentualnie ATP może być hydrolizowany do AMP (adenozynomonofosforan) i pirofosforanu nieorganicznego (PP_i). Powstawanie związków wysokoenergetycznych zachodzi w wyniku procesu fosforylacji (ADP + P_i + energia ⇄ ATP). Dwa podstawowe procesy fosforylacji występujące u wszystkich organizmów żywych to fosforylacja oksydacyjna (mitochondrialna) i fosforylacja substratowa. Natomiast u autotroficznych roślin pojawia się trzeci rodzaj – fosforylacja fotosyntetyczna (chloroplastowa).

Oprócz energii magazynowanej w ATP istnieje w komórkach jeszcze inny potencjalny rodzaj energii metabolicznej. Są to związki redukujące, mogące przyłączać i oddawać atomy wodoru. Należą do nich: NAD^+ (dinukleotyd nikotynoamidoadeninowy), $NADP^+$ (fosforan NAD^+) oraz FAD (dinukleotyd flawinoadeninowy). Formy zredukowane tych związków to odpowiednio: NADH + H^+, NADPH + H^+ i $FADH_2$. NADPH + H^+ bierze głównie udział w procesach biosyntezy, podczas gdy NADH + H^+ i $FADH_2$ służą do wytwarzania ATP.

Wszystkie przemiany metaboliczne zachodzące w komórkach są możliwe dzięki działalności specyficznych biokatalizatorów, którymi są **enzymy**. Mechanizm ich działania polega na obniżeniu energii aktywacji substratu. Energia aktywacji jest to najniższy poziom energetyczny substratu potrzebny do zainicjowania i przebiegu reakcji. Enzymy są białkami, a niektóre z nich mają dodatkowo część niebiałkową (koenzym lub grupa prostetyczna). W czwartorzędowej strukturze białka enzymatycznego wyróżnić można podjednostki, w których znajdują się, centrum **aktywne** (rozpoznanie substratu, przyłączenie go i przeprowadzenie reakcji) oraz centrum **allosteryczne** (przyłączające efektory regulujące aktywność enzymu). Ciągi reakcji metabolicznych są katalizowane przez różne grupy enzymów. Istnieje sześć klas głównych enzymów, którymi są: oksydoreduktazy, transferazy, hydrolazy, liazy, izomerazy i ligazy. W obrębie tych klas głównych wyróżnia się podklasy, które bliżej charakteryzują przebiegające reakcje enzymatyczne.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Aby metabolizm w komórce dobrze funkcjonował, musi istnieć odpowiednia pula substratów do najprzeróżniejszych reakcji, odpowiednio aktywne enzymy oraz informacja, jakie procesy mają być realizowane. Bankiem informacji i centrum sterowania wszystkimi procesami metabolicznymi jest DNA (kwas deoksyrybonukleinowy). W jego strukturze zakodowana jest i przekazywana z pokolenia na pokolenie (replikacja) informacja o strukturze wszystkich białek komórki, a przez to, pośrednio, o procesach zachodzących w organellach komórkowych oraz substancjach, które w tych procesach powstają. Strumień informacji jest nieustannie przekazywany z DNA na kwas rybonukleinowy RNA (transkrypcja), a następnie na powstające białko (translacja).

Po zakończeniu procesu translacji białka przenikają do cystern reticulum endoplazmatycznego (siateczki śródplazmatycznej), gdzie następuje proces „dojrzewania" i ewentualnych potranslacyjnych modyfikacji. Dojrzewanie polega na utworzeniu przestrzennej struktury, specyficznej dla danego białka, dzięki której może ono pełnić określone funkcje. Potranslacyjne modyfikacje to bardzo często przyłączanie do białka komponentów niebiałkowych (np. glikozylacja) bądź modyfikacja reszt aminokwasowych (np. fosforylacja).

Pomiędzy procesami biosyntezy białek u organizmów prokariotycznych i eukariotycznych istnieją pewne różnice spowodowane brakiem u tych pierwszych dobrze wyróżnicowanego jądra. Proces transkrypcji i translacji odbywa się u nich razem w cytoplazmie. Poza tym w DNA organizmów prokariotycznych sekwencje kodujące ułożone są w sposób ciągły, natomiast DNA organizmów eukariotycznych zawiera sekwencje kodujące (eksony) przedzielone sekwencjami niekodującymi (introny).

Procesy przekazywania informacji i biosynteza białek zachodzą w komórkach roślinnych także w mitochondriach i chloroplastach. Organelle te wykazują pewną „autonomię", mają bowiem własne DNA oraz aparat biosyntezy białek (mRNA, rybosomy 7OS).

Ze względu na istnienie w komórkach licznych rozgałęziających się i różnych dróg metabolicznych, wykorzystujących wiele substratów, z których w wyniku przemian powstają różne metabolity i produkty, procesy metaboliczne muszą być precyzyjnie kontrolowane. Ponieważ w zasadzie wszystkie reakcje zachodzące w komórkach są katalizowane przez enzymy, toteż ważnym mechanizmem jest regulacja stężenia i aktywności enzymów. Stężenie jest kontrolowane głównie w wyniku regulacji syntezy i degradacji białek enzy-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

matycznych. Natomiast aktywność enzymów jest regulowana przez zmiany stężenia substratów, zmiany temperatury i kwasowości (pH) oraz działanie efektorów (stymulatorów i inhibitorów) enzymatycznych. Regulacja aktywności enzymów może być także powodowana modyfikacjami białek enzymatycznych, np. fosforylacją. Bardzo ważnymi czynnikami regulującymi aktywność enzymów jest również istnienie kompleksów wieloenzymatycznych (np. kompleksy białkowe w łańcuchu oddechowym) oraz tzw. pul metabolicznych, czyli rezerwy wspólnych związków pośrednich, powstających i zużywanych w przebiegu różnych ciągów metabolicznych. Szczególne znaczenie mają pule w miejscach rozgałęzień szlaków metabolicznych, np. pule 6-fosfoglukozy, acetylo-CoA, pirogronianu, pula wodoru (NADH i NADPH) oraz pula ATP stanowiąca magazyn energii chemicznej.

Ważnym czynnikiem regulacji przebiegu dróg metabolicznych jest także przedziałowość (kompartymentacja) komórki. Przedziałowość jest wynikiem istnienia błon biologicznych, które otaczają wszystkie organelle i w postaci błon retikulum endoplazmatycznego przeplatają całą komórkę. Powoduje to powstanie „przedziałów", a więc rozdzielenie zachodzących reakcji. W poszczególnych kompartymentach odbywają się ściśle określone przemiany, co jest możliwe dzięki istnieniu wewnątrz przedziałów odpowiednich enzymów, substratów i warunków fizyko-chemicznych. Ponieważ błony biologiczne są selektywnie półprzepuszczalne, istnieje możliwość ciągłej wymiany substratów i produktów przemian. Selektywna przepuszczalność błon i regulacja transportu metabolitów między poszczególnymi przedziałami umożliwia zachowanie równowagi względem szybkości procesów zachodzących w różnych przedziałach komórkowych.

Funkcjonowanie organizmu wielokomórkowego wymaga ścisłej współpracy wszystkich tworzących go komórek usytuowanych w różnych tkankach i organach. Procesy biochemiczne i fizjologiczne zachodzące we wszystkich komórkach muszą być precyzyjnie skoordynowane. Aby było to możliwe, komórki komunikują się między sobą, wysyłając i odbierając sygnały regulujące ich funkcjonowanie i dostosowujące je do wymagań ogólnych. **Sygnały** wymieniane między komórkami mogą być natury fizycznej (elektrycznej) bądź chemicznej (substancje sygnalne). Sygnały przekazywane są w obrębie tkanek za pomocą plazmodesm, między organami zaś przez tkanki przewodzące (floem i ksylem). Odbiór informacji niesionej przez substancje sygnałowe

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

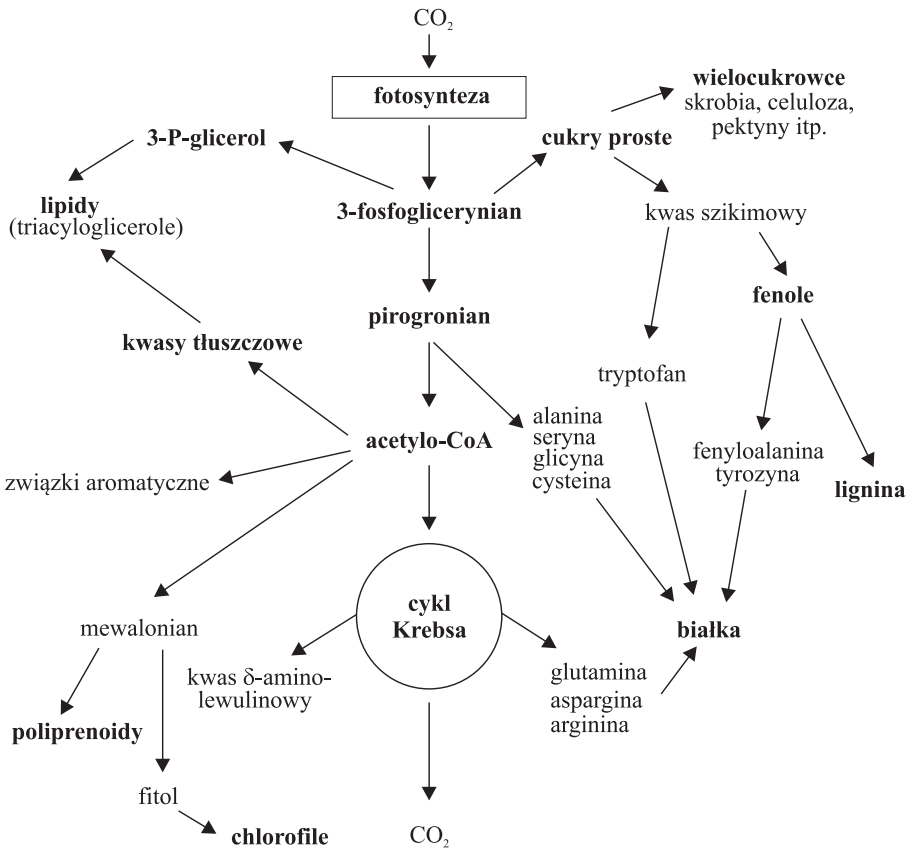
odbywa się przez ich przyłączanie do swoistych receptorów występujących w błonach, ewentualnie w cytoplazmie. Receptor po przyłączeniu substancji sygnałowej uruchamia łańcuch transdukcji sygnału, w którym znajdują się wtórne przekaźniki informacji, jak białka G, cyklaza adenylanowa bądź guanylanowa, fosfolipazy, jony wapnia, kinazy i fosfatazy. Wiedzie to do regulacji aktywności pewnych enzymów wykonawczych, a także zmian w ekspresji określonych genów. Ważnymi substancjami sygnalnymi u roślin, odgrywającymi podstawową rolę w regulacji metabolizmu, zarówno na poziomie molekularnym, komórkowym, tkankowym, jak i całego organizmu, są hormony roślinne (fitohormony).

Podstawowe szlaki przemiany materii przebiegają u wszystkich organizmów w podobny sposób. Szlaki te dotyczą przemian zasadniczych grup substancji podstawowych dla procesów życiowych, jakimi są kwasy nukleinowe, białka, cukrowce, lipidy i ich pochodne. Są to **metabolity pierwotne**, a ich przemiany – zarówno anaboliczne, jak i kataboliczne – są u roślin związane z dwoma podstawowymi procesami – z fotosyntezą i oddychaniem. Rośliny są tymi organizmami, które same, od podstaw, tworzą wszystkie potrzebne do procesów życiowych metabolity. Organizmy heterotroficzne (cudzożywne) korzystają z substancji wytworzonych przez rośliny.

Proces fotosyntezy jest wiodącym procesem anabolicznym, w wyniku którego powstają podstawowe struktury metabolitów pierwotnych, przede wszystkim cukrowce. Pierwszym trwałym metabolitem jest kwas 3-fosfoglicerynowy (PGA). Związek ten, zredukowany następnie do aldehydu-3--fosfoglicerynowego, przekształca się w 6-fosfofruktozę i rozpoczyna drogę syntezy cukrowców. W trakcie tych przemian powstają szkielety węglowe wielu metabolitów, zarówno pierwotnych, jak i wtórnych. 3-fosfoglicerynian (PGA) może także przekształcać się w 3-fosfoglicerol, rozpoczynając biosyntezę lipidów, z drugiej zaś strony PGA, poprzez fosfoenolopirogronian, przekształca się także w pirogronian, centralny związek w procesie oddychania (glikolizie) (rys. 80).

Metabolitem centralnym w metabolizmie podstawowym jest także acetylo-CoA. Związek ten ulega bardzo różnym przemianom. Jego zupełne utlenienie na CO_2 i H_2O odbywa się w cyklu Krebsa, po uprzednim połączeniu ze szczawiooctanem, co powoduje powstanie cytrynianu. Acetylo-CoA oprócz udziału w pierwotnym metabolizmie podstawowym jest także aktywną jed-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 80. Produkty metabolizmu podstawowego

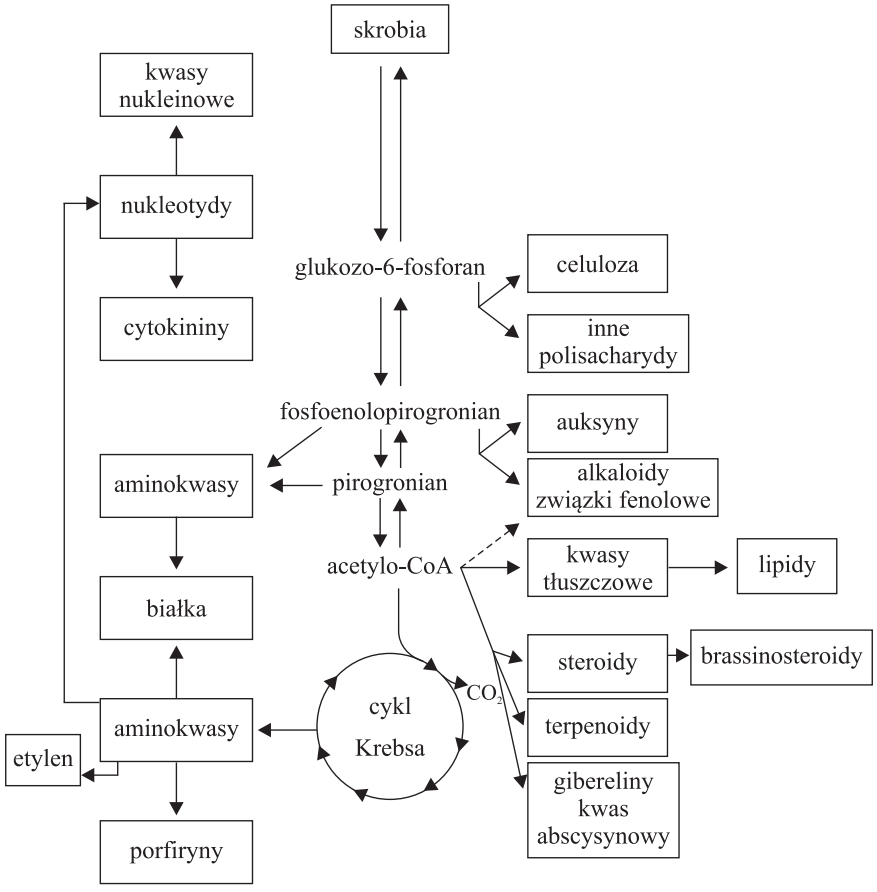
nostką dwuwęglową w syntezie wielu metabolitów, zarówno pierwotnych, jak i wtórnych (terpenoidy, alkaloidy, związki fenolowe, związki aromatyczne i inne) (rys. 81).

Tak więc dwa podstawowe szlaki metaboliczne to fotosynteza (anabolizm) i oddychanie tlenowe (katabolizm). Od tych głównych szlaków przemian odchodzą liczne szlaki boczne, zarówno anaboliczne, jak i kataboliczne.

Substratem do syntezy kwasów tłuszczowych jest acetylo-CoA, który jest źródłem łączących się jednostek dwuwęglowych. Naturalne kwasy tłuszczowe zawierają zawsze parzystą liczbę atomów węgla.

Synteza aminokwasów rozpoczyna się od wczesnych produktów fotosynetezy. Glicyna i seryna powstają z fosfoglikolanu i kwasu 3-fosfoglicerynowego. Trójwęglowe aminokwasy, jak alanina, cysteina i seryna, powstają

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 81. Główne metabolity roślinne i ich pochodne

z produktu glikolizy – pirogronianu. Histydyna, tryptofan, fenyloalanina i tyrozyna tworzą się z produktów przejściowych cyklu Calvina-Bensona, zaś aminokwasy dwukarboksylowe – kwas asparaginowy i kwas glutaminowy, powstają w wyniku przemian metabolitów cyklu Krebsa. Dają one początek asparaginie i glutaminie, a także argininie, treoninie, izoleucynie, metioninie i lizynie.

Glutamina i glutaminian przekazują grupy aminowe na inne związki organiczne. Kluczowe są reakcje **transaminacji**, w których grupa aminowa glutaminianu przenoszona jest na odpowiedni 2-oksokwas, powodując powstanie aminokwasu:

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

$$\underset{\text{glutaminian}}{COO^- \cdot CH \cdot (NH_2) \cdot (CH_2)_2\, COO^-} + \underset{\text{pirogronian}}{COO^- \cdot CO \cdot CH_3} \rightarrow$$

$$\rightarrow \underset{\text{alanina}}{COO^- \cdot CH \cdot (NH_2) \cdot CH_3} + \underset{\text{2-oksoglutaran}}{COO^- \cdot CO \cdot (CH_2)_2 COO^-}$$

Aminokwasy, łącząc się ze sobą, tworzą następnie białka. Nośnikiem informacji genetycznej jest DNA. Informacja przepisana na mRNA przechodzi z nim do cytoplazmy, gdzie na rybosomach następuje proces translacji, czyli ustalenie odpowiedniej kolejności aminokwasów w tworzącym się łańcuchu polipeptydowym. Każda diploidalna komórka organizmu roślinnego ma taki sam zestaw genów, jednak tylko niektóre geny są aktywne (podlegają transkrypcji), a ich aktywność jest regulowana przez różne czynniki, zarówno natury wewnętrznej, jak i zewnętrznej (środowiskowej).

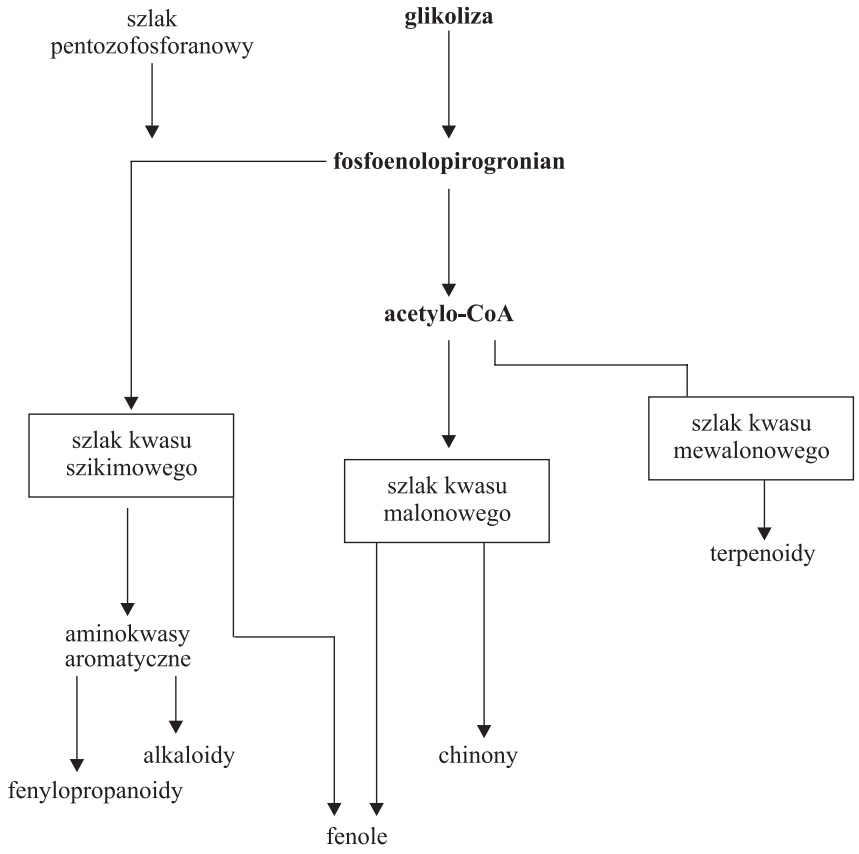
Z aminokwasów powstają też zasady purynowe i pirymidynowe, które są podstawowymi elementami struktury nukleotydów tworzących kwasy nukleinowe, są też składnikami wielu koenzymów. Szkielet puryn budowany jest z aminokwasów: glicyny, glutaminy i asparaginy. W syntezie pirydyn bierze udział glutamina i asparaginian. Aminokwasy są także prekursorami chlorofili, porfiryn (hem), cytochromów i fitochromów.

W rozwoju filogenetycznym świata roślinnego widoczne jest coraz większe zróżnicowanie morfologiczne, anatomiczne i chemiczne. Dzięki temu spotykane wśród roślin bogactwo form i barw znajduje także wyraźny odpowiednik w wielkiej różnorodności chemicznych substancji naturalnych występujących w tych organizmach. To zróżnicowanie chemiczne znajduje swój wyraz i zastosowanie w systematycznej klasyfikacji roślin.

Metabolity wtórne powstają z substratów wytworzonych w metabolizmie podstawowym w trzech ważnych szlakach: kwasu mewalonowego, kwasu malonowego oraz kwasu szikimowego (rys. 82).

Obok zasadniczych szlaków metabolicznych przebiegających u wszystkich organizmów w sposób bardzo podobny, rośliny przeprowadzają jeszcze szlaki metaboliczne o charakterze bardziej wyspecjalizowanym. W wyniku tych procesów powstają takie substancje jak: terpenoidy (mono, seskwi-, dwu-, trój- i czteroterpenoidy, zwane karotenoidami), substancje aromatyczne bezazotowe (fenole, garbniki, flawonoidy, pochodne fenylopropanu) oraz swoiste substancje azotowe (alkaloidy, glikoalkaloidy, betainy, substancje cyjanogenne, tioglikozydy i inne).

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 82. Metabolizm wtórny

Do głównych przyczyn zróżnicowania składu jakościowego i zawartości metabolitów wtórnych u roślin należy zmienność genetyczna, zmienność rozwojowa oraz czynniki środowiska. Możliwość bardziej lub mniej intensywnej syntezy metabolitów wtórnych przez poszczególne populacje roślin jest cechą dziedziczną, uwarunkowaną genetycznie. W przypadku roślin użytkowych, w wyniku różnych zabiegów hodowlanych czy manipulacji genetycznych, uzyskuje się nowe odmiany o pożądanej zawartości substancji swoistych.

Wiele metabolitów wtórnych ma właściwości antyoksydacyjne (np. terpenoidy, karotenoidy, flawonoidy), co jest wartością pożądaną i rzutuje na zainteresowanie roślinami je zawierającymi (są to np. owoce aronii, borówki, porzeczki, winorośl, pomidory, brokuły, kukurydza, owoce cytrusowe).

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Metabolizm wtórny jest efektem metabolicznej adaptacji roślin do środowiska, w którym przebywają. Metabolity te uczestniczą w procesach regulacyjnych oraz odgrywają istotną rolę w interakcjach między roślinami oraz między roślinami i innymi organizmami (zjawiska allelopatii). Niejednokrotnie pełnią także funkcje odstraszające względem zwierząt roślinożernych, z drugiej strony niektóre owady, przez charakterystyczne metabolity wtórne, rozpoznają roślinę żywicielską.

Ważną funkcją związków swoistych jest wabienie zwierząt uczestniczących w zapylaniu kwiatów i rozsiewaniu nasion. Kwiaty przyciągają zwierzęta zapylające zarówno zapachem, jak i barwą. Substancje swoiste uczestniczą także w zjawiskach allelopatii. Rośliny wydzielają do środowiska związki chemiczne, które wpływają na procesy rozwojowe innych organizmów, np. fenole bądź lotne terpeny. Metabolity wtórne pełnią również funkcje ochronne przed stresami, np. przed nadmiernym promieniowaniem ultrafioletowym (flawonoidy, antocyjany) bądź nadmiernym promieniowaniem fotosyntetycznie aktywnym (karotenoidy).

Produkcyjna wartość wielu roślin uprawnych uzależniona jest od obecności substancji swoistych. O wartości decyduje zarówno ilość i rodzaj tych substancji, jak i przeznaczenie gospodarcze danej rośliny. Tak więc uprawa wielu roślin specjalnych nastawiona jest albo na surowiec bezpośrednio do przemysłowego uzyskiwania określonych substancji, bądź też prowadzona jest pod kątem wartości technologicznej materiału roślinnego traktowanego jako całość. Występowanie substancji swoistych u roślin specjalnych jest więc cechą wartościową, warunkującą ich uprawę. Odporność organizmu człowieka na wiele chorób uzależniona jest od odpowiednio wartościowego pokarmu, zawierającego nie tylko białko, tłuszcze, cukry czy witaminy, ale również substancje o właściwościach bakterio- i grzybobójczych. Pod tym względem owoce i warzywa, produkujące metabolity wtórne, mają duże znaczenie.

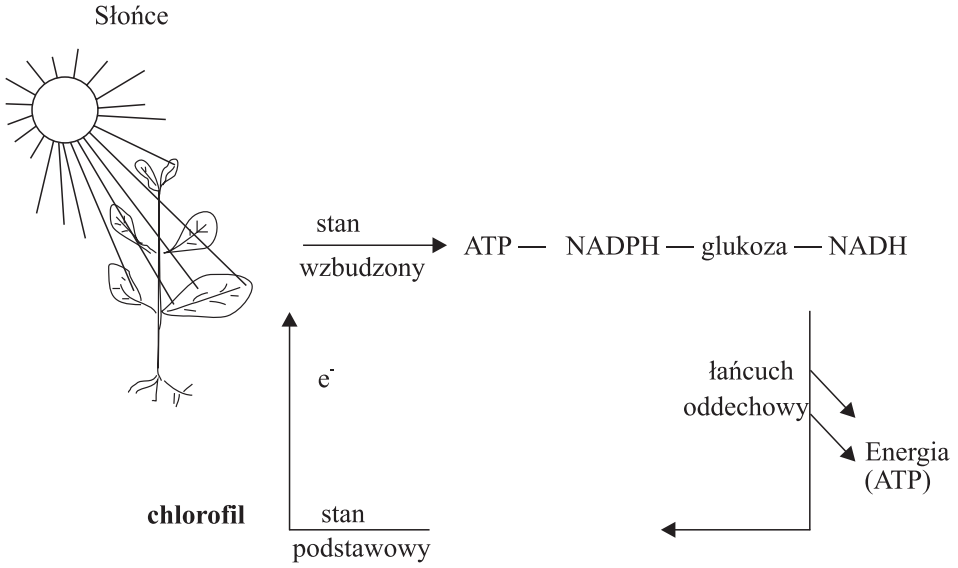
Metabolity wtórne mają również znaczenie regulacyjne. Polifenolowe taniny regulują aktywność wielu enzymów, wiążąc specyficznie i odwracalnie niektóre białka. Także synteza niektórych fitohormonów jest związana z przemianami metabolitów wtórnych. Gibereliny i kwas abscysynowy powstają na szlaku kwasu mewalonowego.

Występowanie substancji swoistych u roślin ulega daleko idącym modyfikacjom pod wpływem czynników środowiskowych. Wśród nich największe

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

znaczenie mają: światło, temperatura, stopień zaopatrzenia roślin w wodę oraz substancje mineralne.

Podstawowym źródłem energii, z którego korzystają rośliny na Ziemi, są reakcje termojądrowe łączenia protonów wodorowych w jądra helu, przebiegające w fotosferze Słońca. W każdej sekundzie Słońce wypromieniowuje $4x10^{33}$ ergów energii. Znikoma część tej energii, w postaci fotonów światła widzialnego, dociera po około 8 minutach lotu do powierzchni Ziemi. Energia ta przekazywana jest elektronom budującym materię planety, w tym także elektronom chlorofilu znajdującego się w roślinach. Elektrony, które uzyskały energię fotonów, zostają podniesione na wyższy poziom energetyczny, z reguły jednak, prawie natychmiast, wydzielają pochłoniętą energię w postaci światła bądź ciepła. Inaczej jest w przypadku chlorofilu, tam stan wysokoenergetyczny elektronów trwa dłużej i odpowiedni przepływ elektronów przez system przekaźników zlokalizowanych w błonach tylakoidowych chloroplastów pozwala na kierowane wykorzystanie energii pochodzącej od fotonów światła i wytworzenie wysokoenergetycznych wiązań fosforanowych ATP oraz NADPH (rys. 83). Związki te nie są jednak dobrymi magazynami energii na dłuższy czas, ze względu na skomplikowaną budowę i małą trwałość cząsteczek.



Rys. 83. Wykorzystanie energii słonecznej w metabolizmie roślin

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

W związku z tym w cyklu przemian fazy ciemnej fotosyntezy dochodzi do redukcji dwutlenku węgla i powstania związków bardziej trwałych, asymilatów, zawierających jednak „gorące–bogate" elektrony. Asymilaty te zostają w pewnym czasie poddane procesom rozkładu. Elektrony z nich zostają skierowane przez dehydrogenazy na NAD^+ i dalej na łańcuch oddechowy, gdzie spadając po jego ogniwach, oddają energię, która jest niezbędna, aby procesy metaboliczne mogły funkcjonować. Jest to swoisty energetyczny „łańcuch życia". Procesy fotosyntezy i oddychania, będąc podstawowymi ciągami reakcji anabolicznych i katabolicznych w roślinach, łączą jednocześnie fizykochemię kosmosu z biochemią Ziemi i życia.

4.2. Regulatory wzrostu i rozwoju roślin

Regulatory wzrostu i rozwoju roślin są to drobnocząsteczkowe substancje o bardzo zróżnicowanej budowie chemicznej. Podstawową ich rolą jest regulacja harmonijnego przebiegu procesów wzrostu i rozwoju na różnych poziomach organizacji biologicznej rośliny, od poziomu molekularnego do organizmalnego. Regulują podziały komórkowe, wzrost i różnicowanie komórek, tkanek i organów oraz przebieg całości procesów wzrostowo-rozwojowych u roślin. Uczestniczą także w odpowiedzi roślin na działanie bodźców środowiskowych.

W skład regulatorów wzrostu i rozwoju wchodzą substancje występujące naturalnie w roślinach oraz substancje syntetyczne. Substancje naturalne to **hormony roślinne** (fitohormony) oraz **substancje wzrostowe**. Regulatory syntetyczne, niewystępujące naturalnie w roślinach, syntetyzowane chemicznie, stosowane są w celu uzyskania określonych efektów wzrostowo-rozwojowych i gospodarczych. Naturalnie występujące w roślinach regulatory (fitohormony i substancje wzrostowe) są produktami metabolizmu wtórnego (tzw. metabolity wtórne) roślin.

W badaniach mechanizmów różnicowania i morfogenezy organizmów wykazano, że zmieniające się stężenia niektórych substancji chemicznych są powodem włączania się i realizacji określonych programów rozwojowych. Substancje te nazwano **morfogenami**. Założono, że morfogenem jest substancja, która dyfundując lub będąc transportowana, tworzy pole koncentracji i wpływa na kierunek różnicowania się komórek. Morfogenem może być więc substancja, która działa bezpośrednio na komórki. Morfogeny takie

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

istnieją u zwierząt. Natomiast u roślin tak pojętych morfogenów nie zidentyfikowano, chociaż w pewnym zakresie kryteria te spełnia auksyna. Badania prowadzone na roślinach wskazują, że ich wzór różnicowania jest nie tyle konsekwencją koncentracji jakiejś szczególnej substancji, czyli morfogenu, ile wynikiem zjawisk sygnałowych. Komórki pod wpływem różnych bodźców (chemicznych i fizycznych) poznają swoje położenie i uruchamiają metabolizm substancji sygnałowych. To może powodować powstanie rozległych gradientów koncentracji pewnych substancji, które zaczynają pełnić funkcje wtórnych czynników różnicowania. Substancje takie funkcjonować mogą jako sygnały morfogenetyczne dla innych komórek. Nie są one jednak morfogenami w myśl definicji tych substancji u zwierząt. Wśród substancji morfogenetycznie czynnych u roślin szczególną rolę odgrywają hormony (fitohormony), które mogą być sygnałami zarówno daleko-, jak i bliskozasięgowymi. Uczestniczą one w tworzeniu wzorca różnicowania nie poprzez jakiś „prawzór" swojej koncentracji, ale poprzez włączanie zjawisk sygnalizacyjnych pomiędzy komórkami. Hormonalne substancje morfogenetyczne rozprzestrzeniają się albo dyfuzyjnie, albo są w różny sposób transportowane przy użyciu mechanizmów membranowych (nośniki, kanały), symplastycznych (ruchy cytoplazmy, udział cytoszkieletu, transport floemowy) i apoplastycznych (transport ksylemowy, przepływ z wodą przez ściany i przestwory).

Hormony są regulatorami wzrostu i rozwoju, występującymi naturalnie w roślinach i są aktywne w bardzo małych stężeniach (10^{-6}–10^{-11} mol·1^{-1}). Wytwarzane są w określonych miejscach w roślinie i następnie transportowane do miejsc działania. Odległość miejsca działania od miejsca wytwarzania hormonu może być różna. Może być to inny organ, tkanka, komórka, a w pewnych skrajnych przypadkach inny przedział (kompartyment) komórki.

Hormony działają za pośrednictwem specyficznych receptorów białkowych, które mogą występować albo na zewnętrznej powierzchni błony komórkowej, albo we wnętrzu komórki. Jeśli receptory znajdują się na zewnętrznej stronie błony, to z ich udziałem komórka monitoruje swoje otoczenie. Każda komórka ma informację genetyczną dającą jej możliwość syntetyzowania hormonów, jednak nie każda tę możliwość wykorzystuje. Często jest tak, że komórka syntetyzuje hormon który eksportuje do innych komórek. Komórki te są na ten hormon wrażliwe, ale tylko wtedy, gdy dotrze on z zewnątrz. Powodem jest umiejscowienie receptora hormonu na zewnętrznej powierzchni błony

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

komórkowej. Tak więc samowystarczalność komórki roślinnej w wytwarzaniu hormonów nie uniezależnia jej od regulacji hormonalnej. Regulacja bowiem może odbywać się od strony apoplastu (z zewnątrz), podczas gdy hormon produkowany jest w środku komórki (symplaście). Hormon jest więc zazwyczaj transportowany i dopiero wtedy, w miejscu wykorzystania, jest elementem regulacji hormonalnej. Regulacja hormonalna obejmuje zatem syntezę, transport, kontrolę stężenia oraz rozkład substancji hormonalnej. Jednak określona substancja staje się aktywna hormonalnie dopiero po przyłączeniu się do receptora.

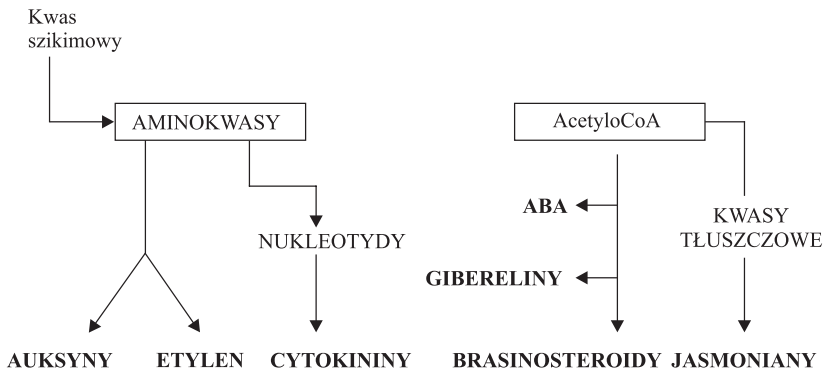
Receptory są białkami, które mają zdolność:

1) odróżnienia cząsteczki hormonu,
2) związania się z hormonem w sposób odwracalny,
3) uzyskania aktywności biologicznej do zainicjowania przemian rozwojowych. Receptor wiąże więc hormon i przekształca się w efektor (hormon + receptor); efektor ma zdolność do inicjowania przemian metabolicznych związanych z procesami rozwojowymi; robi to albo bezpośrednio, albo za pomocą wtórnego przekaźnika (mediatora), uruchamiając łańcuch transdukcji (przekazywania) sygnałów; mediatorami w komórkach roślinnych są cAMP, cGMP, Ca^{2+}, pochodne inozytolu, kinazy, fosfatazy, które przekazując z ogniwa na ogniwo informację sygnalną, mogą w końcowym etapie prowadzić do uruchamiania bądź hamowania transkrypcji określonych genów; ostatecznym akceptorem sygnału jest więc określona część genu, np. sekwencja TGTCTC przyłączająca czynniki transkrypcyjne.

Obecnie akceptuje się występowanie u roślin siedmiu klas hormonów. Lista na pewno nie jest zamknięta. Hormony należące do każdej z tych klas mają podobną strukturę, wywierają bardzo podobne efekty rozwojowe oraz powstają w roślinach w analogiczny sposób. Hormony powstają w różnych szlakach metabolicznych (rys. 84).

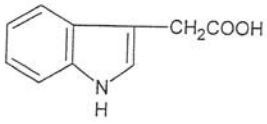
Auksyny. Kwas indolilo-3-octowy (IAA – ***i****ndolyl-3-****a****cetic* ***a****cid*) jest główną i najpowszechniej występującą auksyną u roślin. Istnieją także inne auksyny indolowe (np. kwas indolilo-3-masłowy IBA) i nieindolowe (np. kwas fenylooctowy), a także auksyny syntetyczne, szeroko stosowane w rolnictwie, ogrodnictwie i leśnictwie (rys. 85). Auksyny wywierają duży wpływ na: wzrost komórek, podziały komórek, różnicowanie, polarność organów, aktywność kambium, powstawanie korzeni bocznych i przybyszowych, rozwój pąków

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

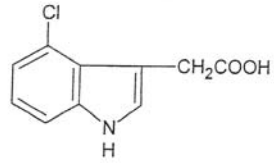


Rys. 84. Biogeneza hormonów roślinnych

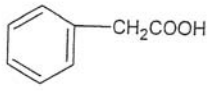
Auksyny naturalne



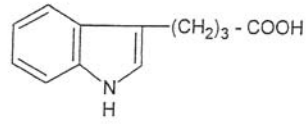
kwas indolilo - 3 - octowy
(IAA)



kwas 4 - chloroindolilo - 3 - octowy

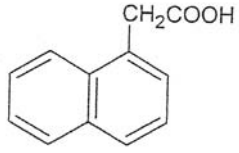


kwas fenylooctowy

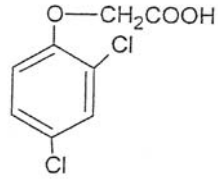


kwas indolilo - 3 - masłowy
(IBA)

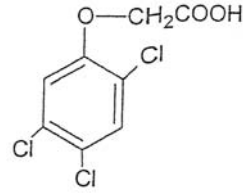
Auksyny syntetyczne



kwas
naftalenooctowy



kwas
2,4 - dichlorofenoksyoctowy
(2,4 - D)



kwas
2,4,5 - trichlorofenoksyoctowy
(2,4,5 - T)

Rys. 85. Auksyny naturalne i syntetyczne

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

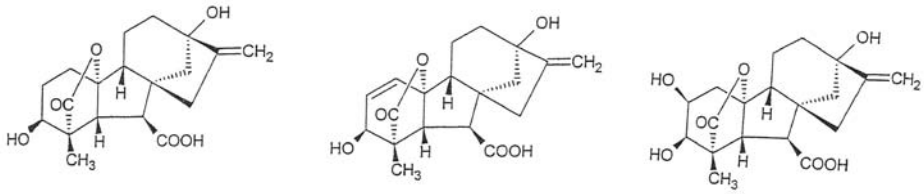
bocznych, rozrost blaszki liściowej, powstawanie strefy odcinania organów, ruchy roślin, kwitnienie, dojrzewanie owoców, starzenie się. Auksyny indolowe powstają z aminokwasu tryptofanu.

Charakterystyczną właściwością IAA jest transport polarny od wierzchołka pędu i od szczytu liści do wierzchołka korzenia. Wśród wszystkich hormonów roślinnych tylko auksyna ma tę właściwość. Sprawia to, że IAA jest czynnikiem morfogenetycznym mogącym ukierunkowywać procesy różnicowania w przestrzeni. Auksyny mają wpływ na syntezę i degradację wielu białek, w tym czynników transkrypcyjnych. Istnieją dwie grupy czynników transkrypcyjnych kodowanych przez geny reakcji na auksynę (AR). Pierwsza grupa to ARF (***a****uxin* ***r****esponse* ***f****actors*), które wiążą się z sekwencjami TGTCTC w części regulatorowej genów AR, aktywując ich transkrypcję. Druga grupa czynników transkrypcyjnych to Aux/IAA – białka jądrowe tworzące dimery z ARF, powodując represję (hamowanie) genów AR. Receptorami auksyn są białka ABP (***a****uxin* ***b****inding* ***p****rotein*) o masie około 40 kDa, znajdujące się w błonie komórkowej oraz wewnątrz kanalików reticulum endoplazmatycznego. U *Arabidopsis thaliana* wykazano, że receptorem auksyny jest białko TIR1 oraz kilka homologów białka AFB. Wpływ auksyny na szybkość i ukierunkowanie wzrostu komórek polega przede wszystkim na stymulowaniu rozrostu ściany komórkowej. Auksyna działa tu na:

1) regulację orientacji mikrofibryli celulozowych ściany,
2) regulację pompy protonowej, zmianę pH i uaktywnienie ekspansyn,
3) regulację ekspresji wielu genów związanych ze wzrostem ściany komórkowej.

Gibereliny. Jest to duża grupa substancji (znanych jest 136), które wszystkie są pochodnymi sześciopierścieniowego węglowodoru – giberelanu, są kwasami organicznymi, nieznacznie różniącymi się od siebie (stopniem utlenienia oraz obecnością bądź brakiem pierścienia laktonowego). Oznacza się je kolejnymi cyframi (GA_1... Ga_n – ***g****ibberellic* ***a****cid*). Aczkolwiek znanych jest wiele różnych giberelin, to w olbrzymiej większości są one metabolitami na szlakach przemian, natomiast określony gatunek rośliny wytwarza ich zaledwie kilka i tylko one są w pełni aktywne (rys. 86). Gibereliny biorą udział w regulacji wzrostu, kiełkowania nasion, kwitnienia, zawiązywania owoców, starzenia się, spoczynku nasion i pąków. W szczególności regulują podziały komórkowe w podwierzchołkowym merystemie łodygi. Brak syntezy giberelin jest przyczyną karłowatości niektórych roślin oraz tworzenia się krótkopędów. Gibereliny powstają wraz

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



GA_1 kwas giberelowy GA_3 GA_8

Rys. 86. Budowa chemiczna giberelin

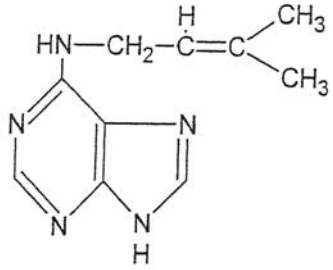
z terpenoidami w szlaku kwasu mewalonowego. Receptorami giberelin są białka o masie około 70 kDa, występujące na zewnętrznej stronie błony komórkowej. Są to białka GID1 (*gibberellin intensitive dwarf 1*). Krótkodystansowy transport giberelin dokonuje się na drodze dyfuzji w tkankach miękiszowych. Szybki transport dalekodystansowy odbywa się we floemie i ksylemie tkanek przewodzących.

Cytokininy. Naturalne cytokininy są izopentylowymi pochodnymi adeniny. Ich biosynteza zachodzi w różnych tkankach i organach, przede wszystkim jednak w merystemach, zwłaszcza w wierzchołkach wzrostu korzeni. Stamtąd transportowane są, głównie ksylemem, do części nadziemnych rośliny. Cytokininy regulują rozwój chloroplastów, transport asymilatów, pobudzają wzrost i rozwój, regulują cykl komórkowy (podziały i cytokinezę), opóźniają starzenie się liści, stymulują rozwój pąków bocznych i przybyszowych. W procesach różnicowania współdziałają ściśle z auksynami. W morfogenezie kalusa z rdzenia tytoniu wysokie stężenie cytokininy i niskie auksyny indukuje morfogenezę pędu, natomiast niskie stężenie cytokininy i wysokie auksyny stymuluje rozwój korzeni. Naturalną cytokininą jest zeatyna, zaś najbardziej znaną cytokininą syntetyczną – kinetyna (rys. 87). U topoli i innych roślin występuje naturalnie także hydroksylowana N^6-benzyladenina (BA), zwana topoliną, oraz jej pochodne. Cytokininy te są wysoce aktywne i znajdują szerokie zastosowanie w hodowlach *in vitro* tkanek roślinnych. Receptory cytokinin są najprawdopodobniej białkami transbłonowymi. Są to kinazy histydynowe (CRE1/AHK4, AHK2, AHK3).

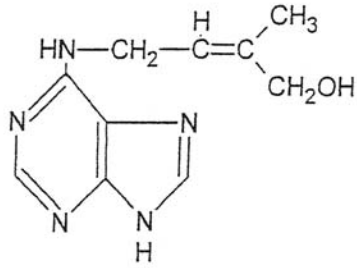
Kwas abscysynowy (ABA – ***a**bscisic **a**cid*). ABA (rys. 88) jest regulatorem spoczynku i kiełkowania nasion, spoczynku pąków i odcinania (abscission) liści i owoców, odpowiedzi roślin na stresy oraz wywołuje procesy starzenia się organów, np. liści. W przypadku braku dostępności wody (stres suszy) wzrasta wielokrotnie stężenie ABA, co powoduje zamknięcie aparatów szparkowych,

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Cytokininy naturalne

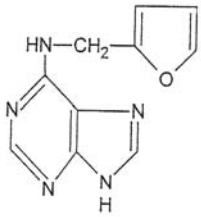


6 - izopentenyloadenina (2iP)

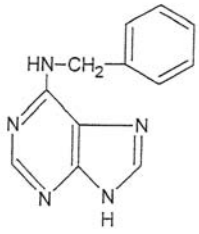


zeatyna

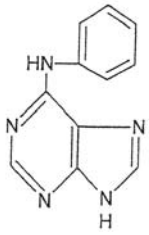
Cytokininy syntetyczne



6 - furfuryloadenina (kinetyna)

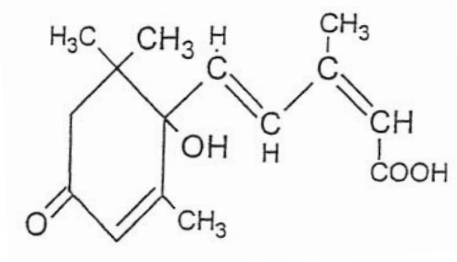


6 - benzyloadenina (BA)



6 - fenyloadenina

Rys. 87. Wzory strukturalne cytokinin

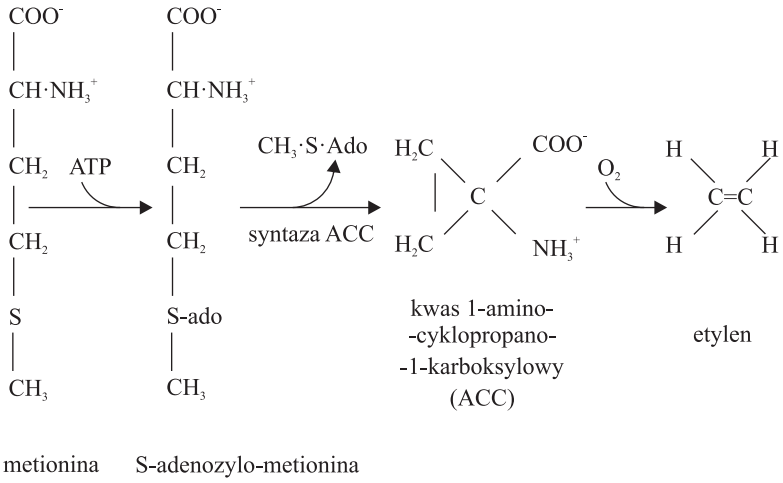


Rys. 88. Wzór strukturalny kwasu abscysynowego (ABA)

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

a następnie stymulację pobierania wody przez korzenie. ABA powstaje na szlaku kwasu mewalonowego oraz w wyniku rozkładu karotenoidu – zeaksantyny. ABA jest syntetyzowany w korzeniach i pędach oraz w tkankach poddanych działaniu stresu. Transport ABA z korzenia do pędu odbywa się w ksylemie, z pędu do korzenia – we floemie. Domniemanymi receptorami ABA są białka błonowe związane z białkiem G (GPCR) oraz białka zlokalizowane w chloroplastach (ABAR/CHLH).

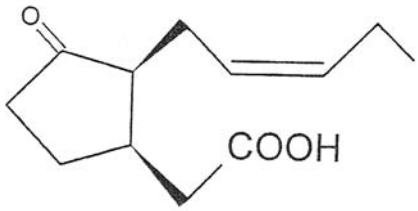
Etylen (C_2H_4). Jest gazem, powstaje z aminokwasu – metioniny (rys. 89). Odgrywa dużą rolę w regulacji wzrostu, dojrzewaniu owoców, kwitnieniu, starzeniu się i odpowiedzi roślin na stresy. Pędy wielu roślin traktowane etylenem wykazują zjawisko epinastii (opadnięcie liści ku dołowi), osłabiony wzrost wydłużeniowy i intensywny przyrost grubości oraz zanik reakcji geotropicznej, co powoduje wzrost horyzontalny. Etylen powoduje także tworzenie korzeni przybyszowych i formowanie włośników. Podwyższona synteza etylenu przyspiesza dojrzewanie owoców. Tak więc kontrola zawartości etylenu jest niezbędna przy transporcie i przechowywaniu owoców. Etylen przyspiesza także procesy starzenia i ma wpływ na programowaną śmierć komórek. W wyniku zwiększonej produkcji etylenu rośliny naturalnie regulują zrzucanie liści i owoców. Procesy te mogą być także stymulowane przez zwiększenie ilości etylenu w środowisku. Receptory etylenu znajdują się w błonach komórkowych, a etylen wiąże się z nimi za pośrednictwem miedzi. Receptorami tymi są kinazy histydynowe (ETR1, ETR2, EIN4, ERS1, ERS2).



Rys. 89. Biosynteza etylenu

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Jasmoniany. Głównym przedstawicielem jest kwas jasmonowy (JA, *jasmonic acid*). Powstaje on z kwasu linolenowego, uwalnianego z lipidów roślinnych (rys. 90). Jasmoniany hamują wzrost wydłużeniowy pędu, kiełkowanie nasion i pyłku, tworzenie pąków liściowych i kwiatów. Natomiast stymulują zamykanie aparatów szparkowych, dojrzewanie owoców, rozkład chlorofilu, starzenie się liści, tworzenie warstwy odcinającej i opadanie liści. Jasmoniany są intensywnie syntetyzowane w odpowiedzi roślin na warunki stresowe (zranienia, stres osmotyczny, zmiana naprężeń, działanie patogenów). Są wraz z etylenem i ABA pośrednikami w reakcjach roślin na stresy. Receptorem kwasu jasmonowego jest białko COI1 (***C****oronatine* ***I****ntensitive 1*).



Rys. 90. Struktura kwasu jasmonowego (JA)

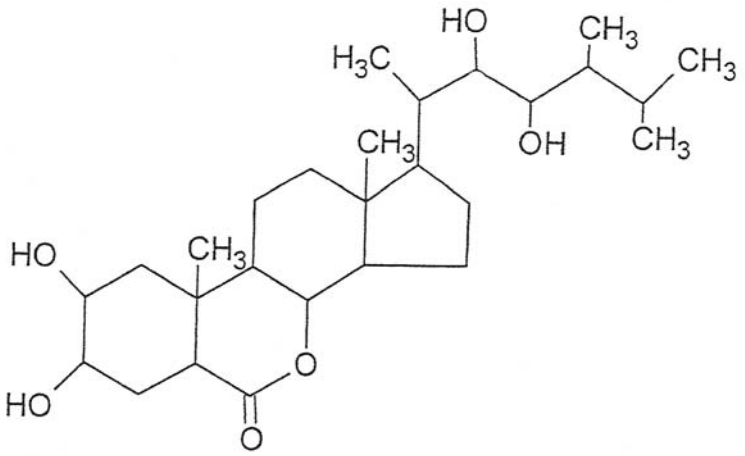
Brasinosteroidy. Duża grupa (ponad 40) związków sterydowych należących do triterpenoidów (rys. 91). Stymulują wzrost roślin, wpływając zarówno na podziały, jak i wydłużanie się komórek. Wpływają także na różne przemiany metaboliczne, fotosyntezę i reakcję roślin na warunki stresowe. Receptorami są białka BRI1 (***B****rassinosteroid* ***I****ntensitive 1*) oraz homologi BRL1 i BRL3.

Oprócz fitohormonów w roślinach występują także regulatory naturalne zwane substancjami wzrostowymi.

Substancje wzrostowe występują i powodują efekty fizjologiczne w stężeniach wyższych niż fitohormony (powyżej 10^{-4} mol $\cdot$ l^{-1}). Należą do nich poliaminy, prostaglandyny, związki fenolowe, sterole, niektóre peptydy, kwas salicylowy, systemina i inne.

W skład regulatorów wzrostu i rozwoju zaliczane są także związki niewystępujące naturalnie w roślinach. Są to **syntetyczne regulatory wzrostu**, stosowane w produkcji roślinnej. Jest to wiele różnorodnych związków chemicznych, np. retardanty, morfaktyny, etefon, syntetyczne auksyny, syntetyczne cytokininy, herbicydy i inne.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 91. Wzór strukturalny brasinolidu (brasinosteroidy)

Metabolizm hormonów

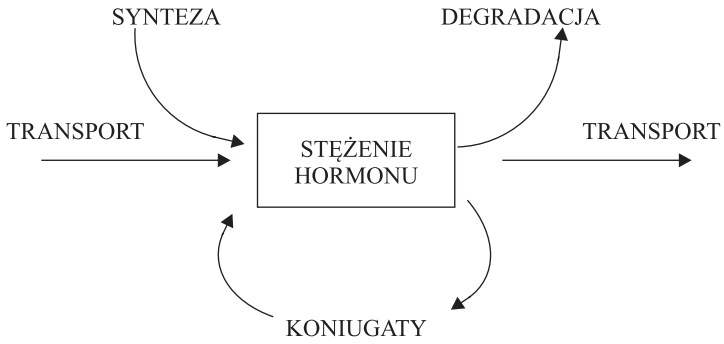
Opis efektów działania różnych hormonów roślinnych wskazuje, że każdy z nich uczestniczy w regulacji wielu procesów fizjologicznych. W regulacji więc każdego indywidualnego procesu rozwojowego uczestniczy kompleks hormonalny, w którym wyróżnić można stymulatory i inhibitory (hormony hamujące) rozwojowe. O kierunku różnicowania decyduje równowaga pomiędzy poszczególnymi składnikami kompleksu hormonalnego. Hormony roślinne działają zatem **plejotropowo**, odmiennie niż hormony zwierzęce, z których każdy bierze udział w regulacji konkretnego procesu fizjologicznego.

W procesach rozwojowych regulowanych przez fitohormony istnieje liniowa lub wykładnicza zależność między stężeniem hormonu a efektem jego działania. Stężenie hormonu jest zatem precyzyjnie regulowane przez kilka procesów, jak: biosynteza, uwalnianie z koniugatów, transport, degradacja i tworzenie koniugatów (rys. 92). Intensywność tych procesów decyduje o aktualnym stężeniu hormonu.

Tak więc oprócz biosyntezy także tworzenie koniugatów, degradacja i transport wpływają na zmiany stężenia hormonów.

Koniugaty są to kompleksowe związki hormonów z cukrami, aminokwasami, małymi peptydami i innymi substancjami drobnocząsteczkowymi. Są to

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 92. Procesy wpływające na stężenie hormonu roślinnego

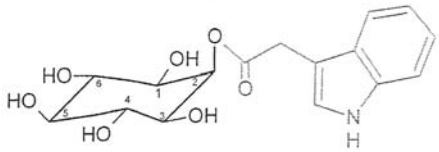
z reguły nieaktywne biologicznie związki, chociaż istnieją wyjątki, jak np. ester metylowy kwasu jasmonowego bądź połączenie kwasu jasmonowego z izoleucyną. Koniugaty stanowią rezerwową pulę hormonu, z której może być on w miarę potrzeb uwalniany. Koniugaty auksyn to głównie estry glikozylowe IAA z glukozą lub mezo-inozytolem oraz amidy z kwasem asparaginowym. Gibereliny, ABA, cytokininy, tworzą koniugaty głównie z cukrowcami (rys. 93). Jedynie etylen nie tworzy koniugatów.

Degradacja (katabolizm) hormonów prowadzi do utraty aktywności biologicznej. Degradacja auksyn prowadzi do powstania kwasu indolilo-3--karboksylowego bądź 3-metylenooksyindolu, etylen utlenia się do glikolu etylenowego, gibereliny podlegają hydroksylacji, ABA przemianie do kwasu fazeinowego, cytokininy zaś podlegają oksydacyjnemu oderwaniu reszty izopentenylowej.

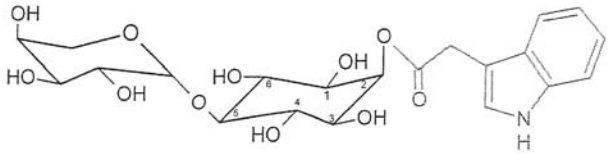
- **Transport**

Hormony z reguły są transportowane w roślinie floemem bądź ksylemem. Wyjątkami są etylen i ester metylowy kwasu jasmonowego, które jako substancje lotne i niepolarne, przemieszczają się na zasadzie dyfuzji przez błony i przestrzenie międzykomórkowe. Często hormony są transportowane w formie koniugatów. Jedynie auksyny przemieszczają się polarnie. W pędzie IAA przemieszcza się od wierzchołka wzrostu bazypetalnie (w kierunku podstawy), dzięki czemu zachowana jest polarność organizmu i jego skoordynowany rozwój (korelacje wzrostowo-rozwojowe).

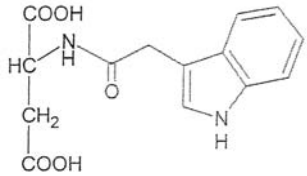
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



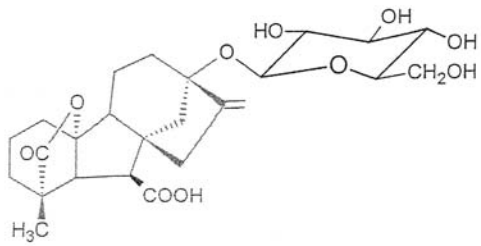
indolilo - 3 - acetylo - *mezo* - inozytol



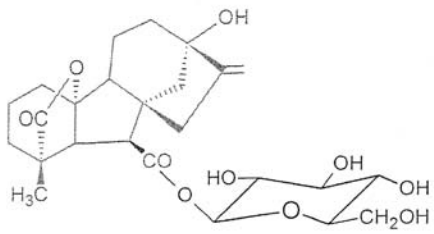
arabinozyd indolilo - 3 - acetylo - mezo - inozytolu



indolilo - 3 - acetyloasparaginian



13 - O - glukozyd GA_{20}



ester glukozylowy GA_{20}

Rys. 93. Koniugaty auksyn i giberelin

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

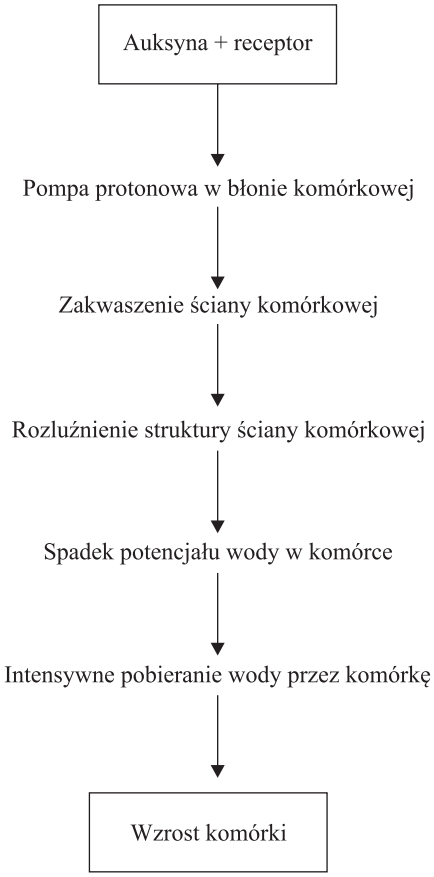
Mechanizm działania hormonów

Mechanizm działania hormonów dotyczy głównie ich wpływu na transport jonów przez błony (reakcje szybkie) oraz kontrolę ekspresji genów (reakcje wolne).

Reakcje szybkie (sekundy, minuty) rozpoczynają się natychmiast, gdy hormon dotrze do komórki i zwiąże się z receptorem. Zapoczątkowuje to zmiany w transporcie jonów, polaryzację błon oraz aktywację niektórych enzymów. Do najlepiej poznanych szybkich reakcji należy regulacja transportu jonów przez błony powodowana przez auksynę. Hormon ten powoduje w wielu tkankach (koleoptyl, łodyga) wzrost wydłużeniowy komórek przez osłabienie wiązań między składnikami ściany komórkowej (mikrofibryle celulozy, pektyny, hemicelulozy). Wiąże się to z zakwaszeniem ścian komórkowych (apoplast). To zakwaszenie jest wynikiem zwiększonego pompowania protonów (H^+) do ścian komórkowych przez zlokalizowaną w błonie komórkowej ATPazę protonową (pompę protonową). Obniżenie pH ściany komórkowej powoduje zerwanie bądź osłabienie niekowalencyjnych wiązań między niektórymi składnikami ściany oraz aktywację enzymów hydrolitycznych (hemicelulaz), co prowadzi do rozluźnienia struktury ściany, zmniejszenia ciśnienia turgorowego i uaktywnienia białek obecnych w ścianach komórkowych (ekspansyn). Ekspansyny stymulują rozrywanie wiązań wodorowych między łańcuchami celulozy i hemicelulozy. W konsekwencji rozluźnianie struktury ściany komórkowej prowadzi do spadku potencjału ciśnienia oraz potencjału wody w komórce, w efekcie czego komórka intensywnie pobiera wodę, zwiększając swoją objętość. Rezultatem takiego zachowania się komórek jest wzrost wydłużeniowy organu (koleoptyla, łodygi). Proces ten nazywany jest „kwasową" teorią wzrostu (rys. 94). Innymi przykładami szybkich reakcji hormonalnych jest wpływ IAA, cytokinin i ABA na mechanizm ruchu jonów K^+ i Cl^-, co leży u podstaw otwierania się i zamykania aparatów szparkowych.

Często obserwowaną odpowiedzią komórek na działanie hormonu jest też otwieranie kanałów wapniowych w plazmolemie, co prowadzi do zwiększania wewnątrzkomórkowego stężenia Ca^{2+}. Efekt taki powodowany jest przez auksyny, gibereliny, cytokininy, ABA i kwas jasmonowy. Efekt ten stanowi także ogniwo łańcucha przekazywania sygnału, co prowadzić może do realizacji reakcji wolnych, a więc uruchomienia ekspresji genów przez hormony.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

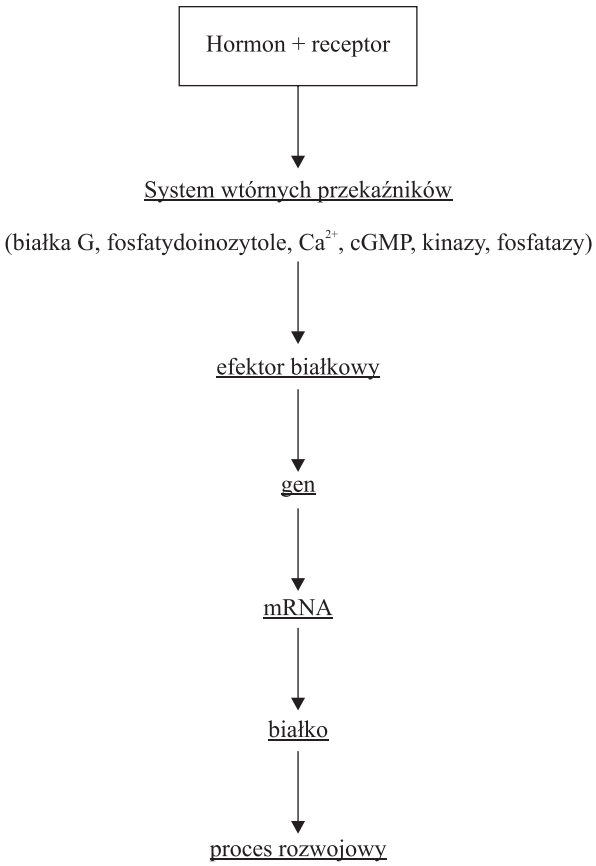


Rys. 94. Mechanizm działania auksyny we wzroście komórki

Reakcje wolne hormonów (godziny) prowadzą do uruchomienia selektywnej ekspresji genów, które kodują powstawanie odpowiednich białek. Zmieniona ekspresja genów jest niezbędnym elementem wielu procesów rozwojowych regulowanych przez hormony. W wyniku zmienionej ekspresji genów następuje wytwarzanie nowych białek, które są zaangażowane w realizację regulowanych przez hormon zmian w funkcjonowaniu komórki. Może to nastąpić poprzez amplifikację działania hormonu za pomocą systemu wtórnych przekaźników (rys. 95). Pierwszym ogniwem zmian jest połączenie się hormonu z białkowym receptorem. Uruchamia to funkcjonowanie łańcucha transdukcji sygnału, który przenosi informację niesioną przez hormon na realność metaboliczną komórki (system wtórnych przekaźników – białko G,

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

fosfatydoinozytole, Ca^{2+}, kinazy białkowe, fosfatazy). Prowadzi to do powstania z istniejących białek czynnika transkrypcji (efektora), który odpowiada za aktywację procesu transkrypcji konkretnego odcinka DNA (genu). Powstały efektor jest więc związany z informacją niesioną przez hormon. Czynnik ten oddziałuje następnie z odpowiednimi sekwencjami nukleotydów w genie, prowadząc do indukcji, wzmocnienia, ale także, w zależności od charakteru niesionej informacji, może hamować transkrypcję genu. Sekwencje w genie oddziałujące z efektorem składają się z kilkunastu (ABA, etylen) bądź kilku (auksyna, giberelina) nukleotydów. Sekwencje te najczęściej sąsiadują z rejonem promotorowym genu.



Rys. 95. Mechanizm hormonalnej regulacji ekspresji genów

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Jeśli efektor indukuje ekspresję genu, to dochodzi do powstania mRNA, który przechodzi z jądra do cytoplazmy i powoduje syntezę określonego białka biorącego udział w realizacji procesu rozwojowego regulowanego przez hormon.

Opisany powyżej mechanizm hormonalnej ekspresji genów jest podobny dla wszystkich hormonów roślinnych. Powstaje więc pytanie, w jaki sposób zachowana jest specyficzność reakcji na określony hormon. Otóż jest ona zdefiniowana na wejściu przez połączenie się hormonu ze specyficznym białkiem receptorowym, a następnie w powstaniu specyficznego efektora, który powoduje indukcję bądź represję określonego genu, czego konsekwencją jest końcowa odpowiedź fizjologiczna rośliny (stymulacja bądź hamowanie procesu rozwojowego).

Tak więc, dzięki działalności hormonów, komórki określonej rośliny, posiadając ten sam zestaw genowy, na skutek zróżnicowanej ekspresji genów zaczynają zmieniać swe funkcje i różnicować się w określone tkanki i organy. Hormony uczestniczą zatem w realizacji programów rozwojowych rośliny.

4.3. Regulacja procesów fizjologicznych przez czynniki środowiskowe

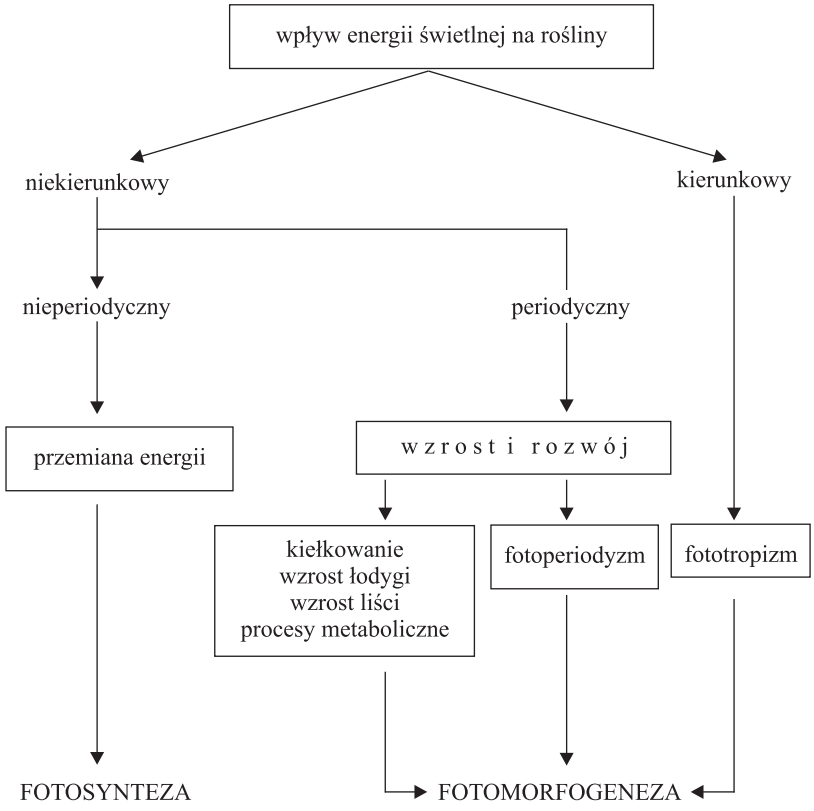
Światło

Światło wywołuje u roślin najrozmaitsze reakcje morfogenetyczne. Wszystkie procesy życiowe wykazują zależność od światła, poczynając od kiełkowania nasion (nasiona foto- i skotoblastyczne), poprzez rozwój wegetatywny, do rozwoju generatywnego (fotoperiodyczna indukcja kwitnienia) i starzenia się roślin. Również stosunki świetlne w zbiornikach wodnych decydują o wegetacji tam roślin. Wynika to z faktu, iż w powierzchniowych warstwach wody pochłaniane jest promieniowanie czerwone, głębiej docierają tylko promienie zielone i niebieskie. Woda w zbiornikach jest też często zanieczyszczona składnikami organicznymi i mineralnymi, co powoduje jej małą przezroczystość. Rośliny nasienne i mchy rosną w zbiornikach wodnych przeciętnie do 7 metrów głębokości, plankton zaś do 50 metrów.

Fotomorfogeneza jest to wpływ światła na różnicowanie się i rozwój organizmów. W przypadku roślin są to procesy molekularne, metaboliczne i morfologiczne, różne od fotosyntezy, które pojawiają się pod wpływem

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

działania światła. Pod nazwą „światło" rozumie się zakres promieniowania elektromagnetycznego zlokalizowany między 390 a 760 nm. W przypadku roślin zakres fotomorfogenetycznie aktywnego światła rozszerza się o bliski ultrafiolet (do 320 nm) i bliską podczerwień (do 800 nm). Wpływ energii świetlnej na rośliny jest zróżnicowany. Najważniejsze procesy to fotosynteza i fotomorfogeneza (rys. 96). Ze względu na fakt, że światło słoneczne jest zawsze czynnikiem towarzyszącym roślinom w trakcie całej ich filogenezy, procesy fotomorfogenetyczne występują podczas całej ontogenezy rośliny od dojrzewania i kiełkowania nasion, poprzez wzrost łodygi i liści, syntezę chlorofilu, metabolizm, aż do kwitnienia i starzenia. Do regulacji procesów fotomorfogenetycznych wystarczają niskie natężenia promieniowania. Niektóre procesy morfogenetyczne indukowane są przez światło księżyca, a nawet gwiazd.



Rys. 96. Wpływ światła na rośliny

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Aby światło mogło wywierać wpływ na procesy morfogenetyczne, musi zostać zaabsorbowane przez roślinę. Istnieją zatem fotoreceptory, które są chromoproteinami – białkami związanymi z barwnikami.

Ponieważ dla roślin aktywnym fotomorfogenetycznie światłem jest promieniowanie z zakresu od 320 do 800 nm, przebieg fotomorfogenezy kontrolowany jest przez wspólne działanie wielu systemów fotoreceptorowych, mających zdolność do pochłaniania oraz przekazywania energii i informacji. Są to:

1. Fotoreceptory pochłaniające **daleki nadfiolet** (UV-B, λ 280–320 nm) oraz **bliski nadfiolet** (UV-A, λ 320–400 nm),

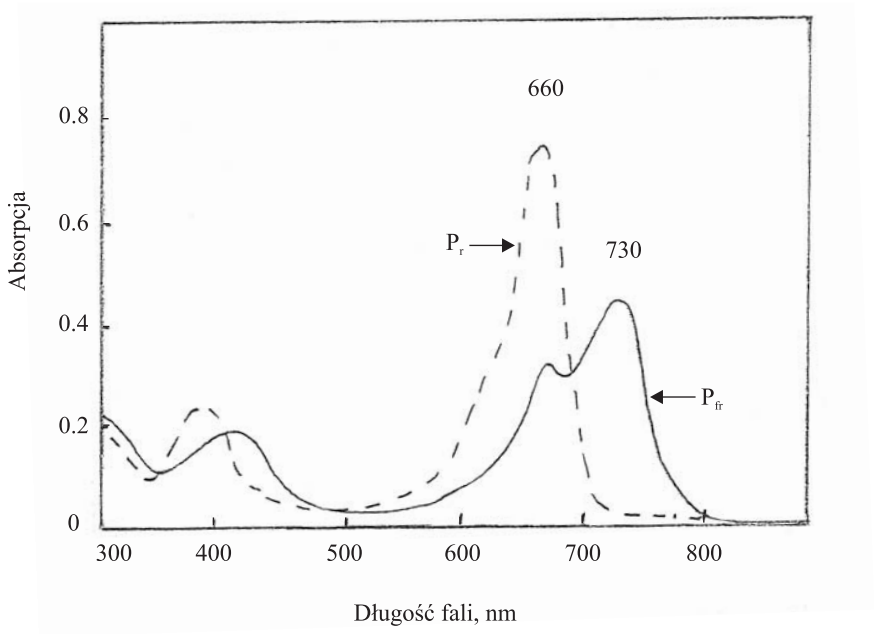
2. Fotoreceptory pochłaniające bliski nadfiolet oraz światło niebieskie (320–500 nm). Są to **kryptochromy** i **fototropina**. Oba barwniki są chromoproteinami, w których łańcuch polipeptydowy połączony jest z chromoforem flawinowym. U kryptochromów jest to dinukleotyd flawinoadeninowy (FAD), u fototropiny zaś mononukleotyd flawinowy (FMN). Kryptochromy (CRY-1, CRY-2, CRY-3) zawierają w swej budowie drugi barwnik – pterynę, działający jako antena zbierająca elektrony. Pod wpływem światła chromofory barwników przechodzą w formę aktywną, inicjując procesy fotomorfogenetyczne. W ciemności fotoreceptory istnieją w formie nieaktywnej. Kryptochromy biorą udział w kontroli większości procesów indukowanych przez bliski nadfiolet i światło niebieskie. Fototropina kontroluje ruchy organów roślin (fototropizm),

3. **Fitochromy** pochłaniające przede wszystkim światło czerwone (ok. 600––700 nm) oraz daleką czerwień (700–800 nm). Fitochromy absorbują także światło niebieskie.

Najlepiej poznanym i scharakteryzowanym fotoreceptorem jest **fitochrom**. Jest to układ fotoreceptorowy ewolucyjnie stary. Występuje już u prokariotycznych sinic oraz eukariotycznych glonów, mszaków, paprotników i roślin nasiennych. Badania nad strukturą i ekspresją genów fitochromowych u *Arabidopsis thaliana* wykazały obecność pięciu genów kodujących białka fitochromowe. Geny te (*PHYA – PHYE*) są szeroko rozpowszechnione w całym świecie roślinnym.

Fitochrom występuje w dwóch spektralnie odmiennych formach molekularnych różniących się właściwościami spektralnymi (rys. 97) i funkcjami biologicznymi. Forma P_r wykazuje maksimum absorpcji w zakresie światła czerwonego (r) przy około 660 nm. Natomiast forma P_{fr} ma swoje maksimum

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



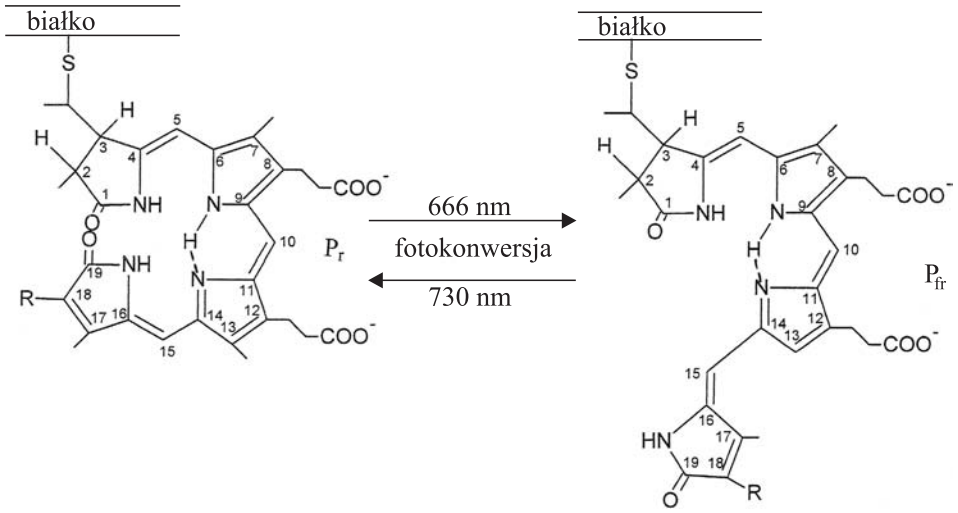
Rys. 97. Widma absorpcji fitochromu P_r i P_{fr}

absorpcji w zakresie dalekiej czerwieni (fr) przy długości fali około 730 nm. Zarówno P_r, jak i P_{fr}, ulegają fotokonwersji, tzn. są wzajemnie fotoodwracalne. Naświetlając roślinę światłem o odpowiedniej długości fali, można przekształcić jedną formę fitochromu w drugą:

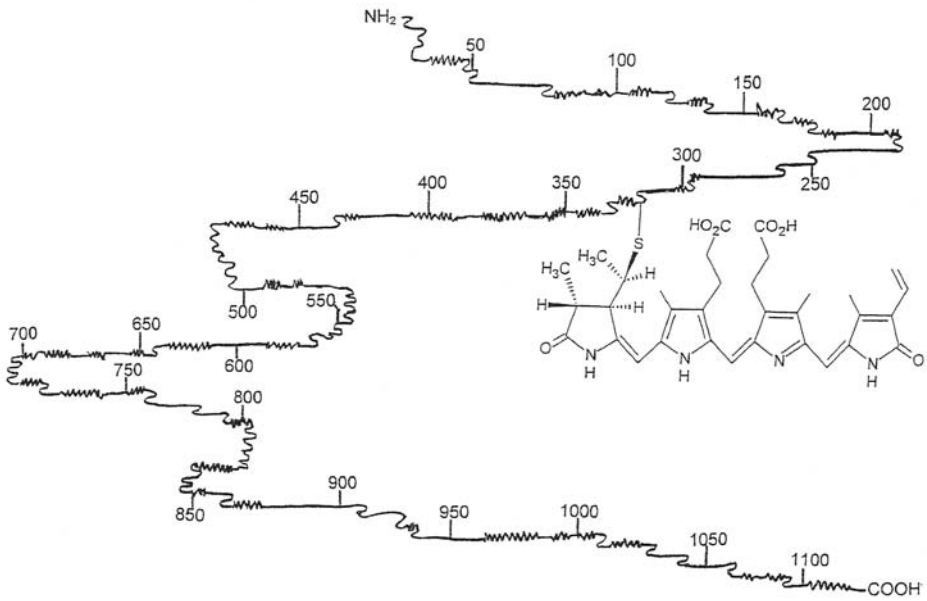
$$P_r \underset{730\ nm}{\overset{660\ nm}{\rightleftharpoons}} P_{fr}$$

Fitochrom jest dimeryczną chromoproteiną zbudowaną z polipeptydu (120–130 kDa), połączonego z grupą chromoforową. Poszczególne fitochromy różnią się nieznacznie strukturą części białkowej, natomiast mają identyczny chromofor, który swą budową chemiczną jest zbliżony do fikobilin. Przejście fitochromu P_r w P_{fr} związane jest z izomeracją grupy chromoforowej (rys. 98) oraz zmianami konformacyjnymi białka. Chromofor połączony jest z białkiem za pośrednictwem cysteiny, która znajduje się w 11-aminokwasowym odcinku między 300 a 350 aminokwasem polipeptydu (rys. 99).

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 98. Izomeracja grupy chromoforowej fitochromu



Rys. 99. Połączenie chromoforu z białkiem fitochromowym

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Fitochrom jest aktywny w postaci dimeru (około 250 kDa). Dwie polipeptydowe podjednostki łączą się końcami C za pomocą wiązań jonowych i hydrofobowych.

Istnieją zatem w roślinie dwie formy fitochromu: P_r i P_{fr}. W zależności od warunków świetlnych otoczenia, a ściślej – przewagi w widmie słonecznym czerwieni bądź dalekiej czerwieni, w roślinie ustala się określony stan równowagi obu form fitochromu z przewagą odpowiednio P_r bądź P_{fr}. Przyjmuje się, że aktywną formą fitochromu jest P_{fr}, bowiem naświetlanie rośliny światłem czerwonym wywołuje konwersję formy P_r do P_{fr}, co jest impulsem do zajścia określonego procesu fotomorfogenetycznego (np. kiełkowania nasion). Bezpośrednie naświetlenie rośliny czerwienią, a potem daleką czerwienią, niweluje efekt czerwieni i efekt fotomorfogenetyczny nie występuje. Zatem forma P_{fr} jest aktywną formą fitochromu. Wysycający puls światła czerwonego powoduje, że około 86% fitochromu P_r przekształca się w P_{fr}. Natomiast zastosowanie po świetle czerwonym dalekiej czerwieni obniża zawartość P_{fr} do około 3%. Fitochrom ma również zdolność do pochłaniania niebieskiej barwy światła i P_r przechodzi w około 40% w aktywną formę P_{fr}. Indukcja określonego efektu fotomorfogenetycznego zależna jest od tzw. **stanu fotostacjonarnego** fitochromu, to jest od stosunku ilości formy P_{fr} do całkowitej ilości fitochromu ($P_{fr} : P_{tot}$). Całkowita ilość fitochromu (P_{tot}) równa się sumie $P_r + P_{fr}$.

Fitochrom P_{fr}, aktywna forma fitochromu, funkcjonuje w postaci dwu fizjologiczno-genetycznie odmiennych populacji: labilnej i stabilnej. W roślinach etiolowanych (wyrosłych w ciemności) lub poddanych reetiolacji (ciemniowa adaptacja) przeważa populacja labilna (PhyA). Fitochrom labilny pod wpływem światła (białego, czerwonego) ulega szybkiej degradacji. Populacja stabilna fitochromu P_{fr} (PhyB) jest względnie trwała zarówno w ciemności, jak i na świetle.

Istnienie u roślin dwu populacji aktywnej formy fitochromu (P_{fr}) wynika z ekofizjologicznych funkcji, jakie pełni ten barwnik. P_{fr} labilny (PhyA) wyspecjalizowany jest w percepcji bardzo niskich (reakcje bardzo niskoenergetyczne, VLFR – ang. *very **l**ow **f**luence **r**esponse*) i wysokich (reakcje wysokoenergetyczne, HIR – ang. ***h**igh **i**rradiance **r**esponse*) porcji światła. Reakcje te nie wykazują odwracalności pod wpływem światła czerwonego i dalekiej czerwieni. Natomiast fitochrom P_{fr} stabilny (phyB) absorbuje światło czerwone o pośrednich natężeniach promieniowania (reakcje niskoenergetyczne,

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

LFR – ang. *l**ow** f**luence** r**esponse*). Są to typowe fotoodwracalne reakcje, zaś efekt końcowy (fotomorfogeneza) zależy od tej długości światła, która była zastosowana jako ostatnia (tab. 3). Znanych jest kilkaset różnych typów reakcji niskoenergetycznych. Poza kryterium fotoodwracalności (czerwień/daleka czerwień) istnieje także korelacja między długością naświetlania a tempem reakcji fotomorfogenetycznej. Do zainicjowania reakcji kontrolowanych przez LFR wystarcza krótki okres działania światła (rzędu sekund lub minut). Reakcje niskoenergetyczne stanowią główny, tzw. induktywny, mechanizm procesów fotomorfogenetycznych.

Tab. 3. Wpływ światła czerwonego (R) i dalekiej czerwieni (FR) na kiełkowanie nasion fotoblastycznych

Kolejność naświetlania	Kiełkowanie
Ciemność	–
R	+
FR	–
R, FR	–
R, FR, R	+
R, FR, R, FR	–
R, FR, R, FR, R	+
R, FR, R, FR, R, FR	–

Fitochrom labilny (PhyA) zaangażowany jest w kontrolę kiełkowania nasion, zachodzące pod i nad powierzchnią gleby pierwsze etapy wzrostu siewek, a także fotomorfogenezę roślin rozwijających się w zacienieniu (pod „baldachimem" innych roślin). W tych warunkach środowiskowych dominuje daleka czerwień nad czerwienią. Fitochrom stabilny (PhyB) kontroluje natomiast tzw. klasyczne (fotoodwracalne) reakcje niskoenergetyczne (LFR) i procesy fotomorfogenetyczne, jak kiełkowanie nasion na powierzchni gleby oraz wzrost i rozwój roślin na wolnej przestrzeni (gdzie z reguły dominuje czerwień nad daleką czerwienią). Obie populacje fitochromu P_{fr} uczestniczą

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

zatem wspólnie w regulacji wielu procesów morfogenetycznych, a który z nich aktualnie dominuje, jest uzależnione od jakości docierającego światła.

Istnienie dwu populacji aktywnego fitochromu P_{fr} ma duże znaczenie regulacyjne i ekologiczne. Rozwijające się w glebie siewki, gdy dotrą do jej powierzchni, poddane są głównie wpływowi światła czerwonego, które działa przez fitochrom stabilny (PhyB). Natomiast gdy natężenie światła jest bardzo niskie, albo gdy rozwój siewki odbywa się pod „baldachimem" (okapem) liści innych roślin, nasiona lub młode siewki eksponowane są na światło wzbogacone w daleką czerwień, która pochłaniana jest przez fitochrom labilny (PhyA). Czy tak, czy inaczej, młoda roślina uzyskuje sygnał inicjujący proces deetiolacji (synteza chlorofilu, przyhamowanie wzrostu wydłużeniowego, rozwój korzeni i liści). Tak więc, gdy roślina rozwija się w warunkach pełnego dostępu do światła, dominującą rolę w jej rozwoju odgrywa fitochrom stabilny (PhyB). Jeśli jednak roślina znajdzie się w zacienieniu, główną funkcję rozwojową zaczyna pełnić fitochrom labilny. Roślina ulega wtedy reetiolacji, czego skutkiem jest uruchomienie szybkiego procesu wzrostu wydłużeniowego, co daje szanse tej roślinie na wydostanie się ponad ocieniający ją baldachim liści innych roślin. Jest to tzw. reakcja unikania zacienienia. Fitochrom labilny funkcjonuje głównie we wczesnych etapach rozwoju osobniczego rośliny. Fitochrom stabilny (PhyB) kontroluje wszystkie etapy, począwszy od kiełkowania, aż do kwitnienia i starzenia się rośliny. Pewne procesy mogą być dodatkowo kontrolowane przez jeszcze inne fitochromy stabilne (PHYC-E).

Jak wspomniano wyżej, u *Arabiodopsis thaliana* stwierdzono obecność pięciu genów fitochromowych (*PHYA*–*PHYE*). Wśród nich tylko gen *PHYA* koduje powstanie fitochromu labilnego (PhyA), natomiast pozostałe geny (*PHYB*–*PHYE*) kodują powstanie fitochromów stabilnych (PhyB–PhyE). Fitochromy te nie różnią się właściwościami spektralnymi, jednak różnią się pełnionymi funkcjami. Wśród populacji fitochromu stabilnego główną rolę odgrywa fitochrom P_{fr}B (PhyB).

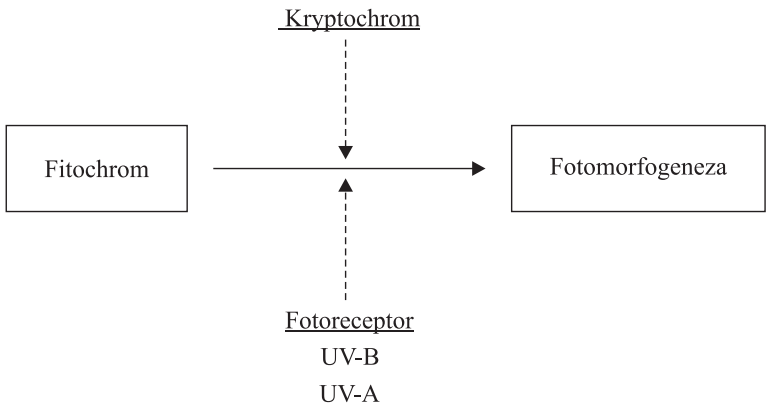
Podobne geny jak u *Arabidopsis* zidentyfikowano u wielu innych roślin nasiennych, także drzew. U mszaków i paprotników natomiast wykazano, że cząsteczki fitochromu mają unikalne właściwości regulowanej przez światło kinazy białkowej. U sinic stwierdzono istnienie genów, które kodują białko wykazujące duże podobieństwo do fitochromów, a w nim domeny podobne do bakteryjnych kinaz histydynowych. W komórkach bakterii kinazy histydynowe

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

stanowią podstawowy element tzw. dwuskładnikowego systemu transdukcji. Układy transdukcji u organizmów prokariotycznych (bakterie, sinice) są bardzo podobne do siebie. Można zatem, przypuszczać, że sinice były pierwszymi organizmami, które miały układ percepcji bodźców świetlnych podobny do funkcjonującego u wszystkich roślinnych organizmów eukariotycznych. U sinic pojawił się określony pragen, który w trakcie ewolucji podlegał procesowi duplikacji, co dało początek całej rodzinie genów fitochromowych.

Absorpcja światła przez fitochrom inicjuje kaskadę określonych reakcji metabolicznych (szlak transdukcji sygnału), które prowadzą do zmian we wzroście i rozwoju rośliny.

Ponieważ rośliny pochłaniają różne długości fal światła słonecznego, procesy fotomorfogenezy mogą być kontrolowane przez jeden bądź kilka receptorów światła współdziałających lub też funkcjonujących niezależnie od siebie. Wydaje się, że głównym fotoreceptorem fotomorfogenetycznym u roślin osiowych, w tym także drzew, jest fitochrom, natomiast inne fotoreceptory (kryptochromy, fotoreceptory UV-B, UV-A) z fitochromem współdziałają (rys. 100), kontrolując procesy indukowane przez nadfiolet i światło niebieskie. Fotoreceptorem światła (niebieskiego) w ruchach organów roślin (fototropizmie) jest fototropina.



Rys. 100. Współdziałanie fotoreceptorów w kontroli procesów fotomorfogenezy

Światło ultrafioletowe i niebieskie oddziałuje na rozwój organizmów plechowych, a w mniejszym zakresie na rośliny osiowe, gdzie fotomorfogeneza jest regulowana głównie przez światło czerwone (fitochrom). Wydaje się, że

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

ewolucja fotoreceptorów roślinnych zaczęła się wraz z powstaniem i rozwojem prostych form samożywnych roślin. Pierwsze etapy rozwoju roślin zachodziły w środowisku wodnym. Jedynie wysokoenergetyczne światło krótkofalowe jest zdolne do penetrowania głębin wodnych. Można zatem przypuszczać, że pierwotne rośliny wodne nabyły zdolność do pochłaniania promieniowania krótkofalowego i wypracowały morfogenetyczne na nie odpowiedzi. Właściwość ta przetrwała i funkcjonuje u współcześnie występujących roślin wodnych. Wraz z wyjściem roślin na ląd coraz większą rolę, jako źródło informacji dla roślin, zaczęło odgrywać niedestrukcyjne światło czerwone i daleka czerwień. Tak więc obecnie dominującą rolę w regulacji rozwoju roślin lądowych odgrywa fitochrom.

W procesach fotomorfogenetycznych, obok długości fal świetlnych (barwy), ważną rolę odgrywa także długość okresów oświetlenia i ciemności w cyklu dobowym (fotoperiodyzm). Zjawisko to jest przejawem strategii przystosowania się roślin do życia w strefach geograficznych o określonym następstwie pór roku. Fotoperiodyzm wpływa na indukcję wielu ważnych procesów fotomorfogenetycznych, jak: zakwitanie, wytwarzanie bulw i kłączy, krzewienie się, opadanie liści, zapadanie w stan spoczynku i inne.

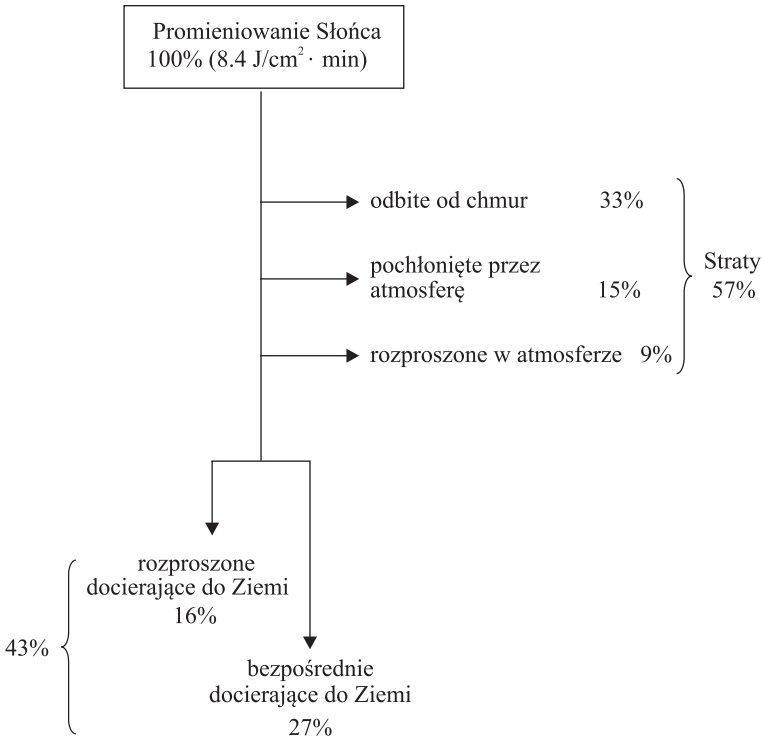
Temperatura

Do powierzchni Ziemi dociera promieniowanie słoneczne (rys. 101), które ogrzewa powierzchnię planety.

Szybkość procesów metabolicznych w roślinach warunkowana jest temperaturą. Zgodnie z regułą van't Hoffa wzrost temperatury o 10° zwiększa dwukrotnie szybkość reakcji biochemicznych w organizmie, w zakresie temperatur fizjologicznych (0–30°C). Temperatura wpływa zatem na przebieg tak ważnych procesów metabolicznych, jak fotosynteza, oddychanie, transpiracja, i w ten sposób, **pośrednio**, kontroluje przebieg procesów rozwojowych. Temperatura wpływa na wzrost i rozwój roślin także bardziej **bezpośrednio**, indukując takie procesy, jak kwitnienie (wernalizacja), spoczynek (wejście i wyjście) oraz ruchy organów roślin. Indukcyjne działanie temperatury na procesy rozwojowe nosi nazwę **termoindukcji**.

Istnieje ścisła zależność między pochodzeniem określonych gatunków roślin a ich wymaganiami termicznymi. Optimum temperaturowe dla roślin

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 101. Ilość promieniowania słonecznego docierającego do powierzchni Ziemi i zatrzymanego przez atmosferę

alpejskich (kriofity) wynosi około 10°C, dla większości roślin klimatu umiarkowanego (mezofity) – około 25–30°C, rośliny klimatu ciepłego (termofity) najlepiej rosną w temperaturze 30–40°C.

Rośliny przystosowane są także do periodycznych zmian temperatury, zachodzących w cyklu dobowym i rocznym. W cyklu dobowym występuje zjawisko **termoperiodyzmu**, które powoduje, że optymalny rozwój roślin zachodzi wtedy, gdy temperatura dnia jest wyższa niż temperatura nocy.

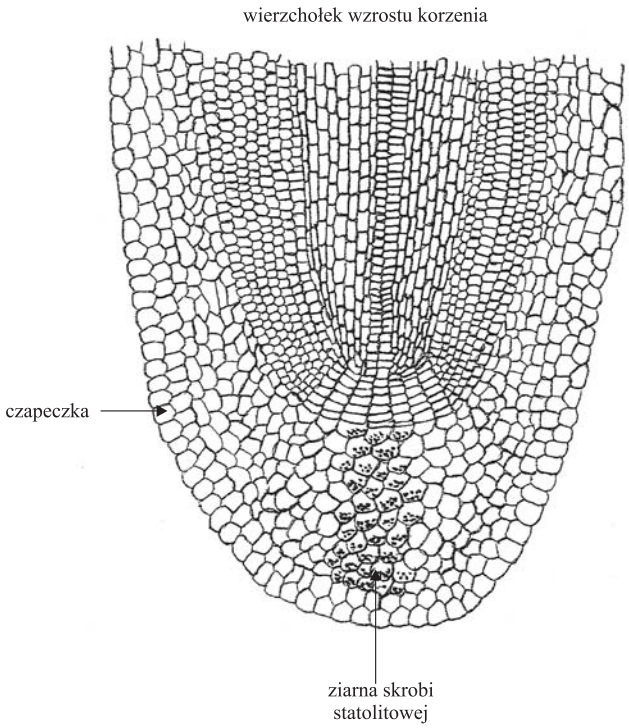
Grawitacja

Na rośliny wpływa także w sposób ciągły pole grawitacyjne (przyspieszenie g = 9.81 m $\cdot s^{-2}$). Poszczególne organy, tkanki, a nawet komórki wykazują wrażliwość na zmiany kierunku i siły pola grawitacyjnego. Odpowiedź rośliny na działanie bodźca grawitacyjnego zachodzi w trzech etapach:

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

1) odbiór bodźca,
2) przekazanie sygnału i
3) powstanie odpowiedzi; najczęściej występującą odpowiedzią jest zmiana kierunku wzrostu, prowadząca do wygięcia korzenia (geotropizm dodatni) bądź pędu (geotropizm ujemny).

Kluczową rolę w odbiorze sygnałów grawitacyjnych przypisuje się komórkom zawierającym statolity (statocysty). Statolity są zbudowane z ziaren siarczanu baru (glony), węglanu wapnia bądź skrobi (rośliny nasienne). Statocysty znajdują się w czapeczce korzeniowej, podwierzchołkowych częściach pędu bądź w szczytowych regionach ryzoidów (glony). W trakcie zmian położenia statocystów w stosunku do kierunku działania pola grawitacyjnego statolity przemieszczają się, wywierając nacisk na struktury błoniaste komórki, co powoduje inicjację procesów prowadzących do zmian kierunku i szybkości procesów wzrostowo-rozwojowych (rys. 102). W mechanizmie tych zjawisk ważną rolę odgrywają auksyny oraz jony wapnia.



Rys. 102. Skrobia statolitowa w komórkach czapeczki korzeniowej

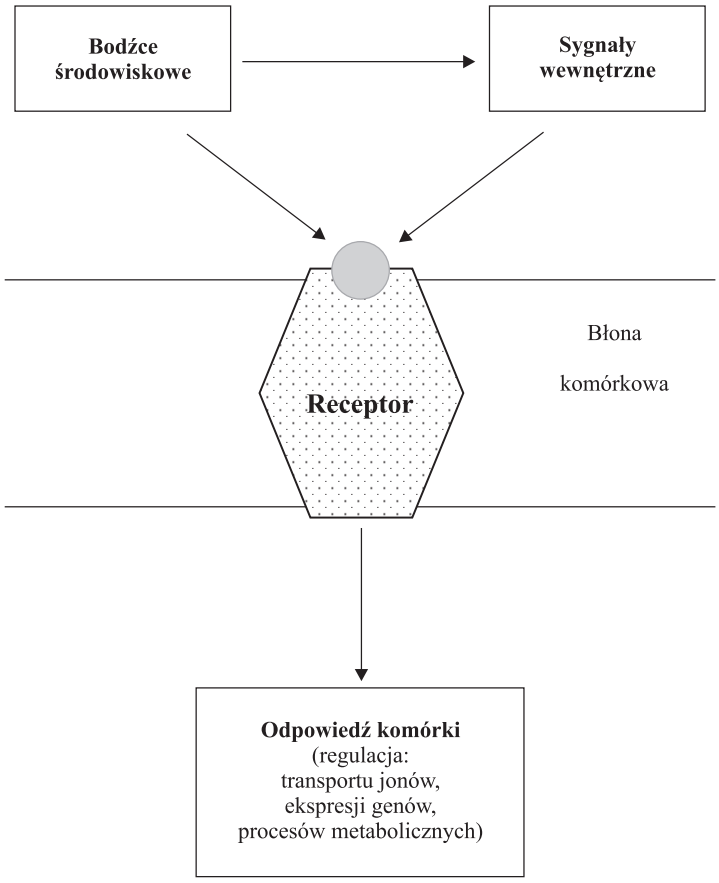
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

4.4. Przekazywanie informacji

Rośliny rejestrują wiele zmian fizycznych i chemicznych zachodzących w środowisku oraz mają zdolność reagowania na te bodźce. Do najważniejszych bodźców środowiskowych (sygnały egzogenne) abiotycznych i biotycznych należą: światło, temperatura, pole grawitacyjne, obecność wody, niektóre związki chemiczne w glebie i atmosferze, bodźce mechaniczne (wiatr, dotyk), organizmy patogenne i sąsiedztwo innych roślin. Poza zewnętrznymi sygnałami docierającymi do roślin w ich organizmach funkcjonują także wewnętrzne (endogenne) substancje sygnalne. Są to fitohormony, substancje wzrostowe (poliaminy, prostaglandyny, kwas salicylowy, polifenole), fitoaleksyny, a także różne metabolity (np. aminokwasy, cukry), jony (np. Ca^{2+}), woda (turgor) oraz siły mechaniczne (naprężenie ścian komórkowych) występujące w tkankach i organach. U organizmów jednokomórkowych rozpoznawanie charakteru bodźca oraz powstawanie odpowiedzi zachodzi w obrębie tej samej komórki. U organizmów wielokomórkowych bodźce są odbierane przez wszystkie żywe komórki, ewentualnie przez grupy komórek w tym kierunku wyspecjalizowanych. Odpowiedź na bodźce może dotyczyć całego organizmu bądź jego części (organu).

Aby bodźce środowiskowe i sygnały wewnętrzne mogły wywołać efekt fizjologiczny, muszą być przyjęte przez odpowiednie receptory (rys. 103). Receptory są zdolne do pochłaniania fal elektromagnetycznych (bodźców świetlnych) bądź wiązania odpowiednich substancji sygnalnych (ligandów). Muszą zatem rozpoznać charakter działającego bodźca i przekazać informację o nim do wnętrza komórki. Receptory albo są zlokalizowane w błonach, albo we wnętrzu komórki (cytozolu). Receptory błonowe odbierają bodźce po zewnętrznej stronie błony komórkowej (plazmolemy), skąd informacja zostaje przeniesiona do cytoplazmy. W przypadku receptorów wewnątrzkomórkowych ich aktywacja musi być poprzedzona przedostaniem się liganda do cytoplazmy, a w niej do jakiegoś przedziału, np. jądra. Bodźce egzogenne (środowiskowe) zazwyczaj działają poprzez endogenne cząsteczki o charakterze sygnałowym (fitohormony, substancje wzrostowe, metabolity, fitoaleksyny, mikroRNA itp.). Przekazywanie informacji z receptora do miejsca reakcji, czyli „przepisanie" tej informacji na realność metaboliczną komórki, nosi nazwę **transdukcji sygnału**. Znane są trzy typy łańcucha transdukcji sygnału; jedno-, dwu- i trójskładnikowe.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

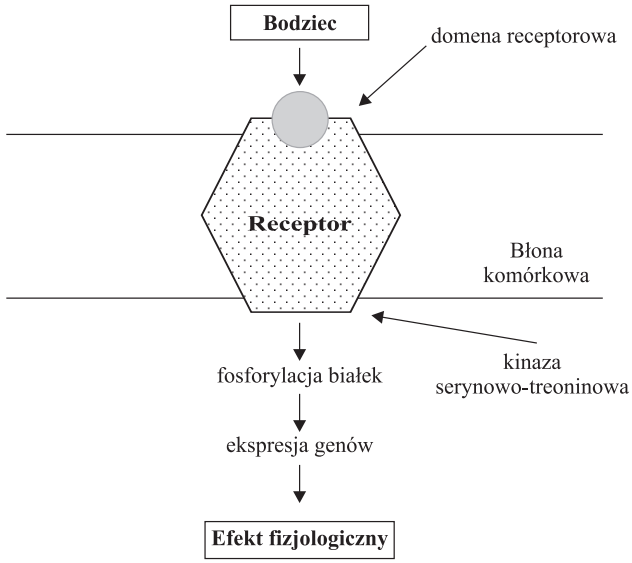


Rys. 103. Wpływ bodźców środowiskowych i wewnętrznych na funkcjonowanie rośliny

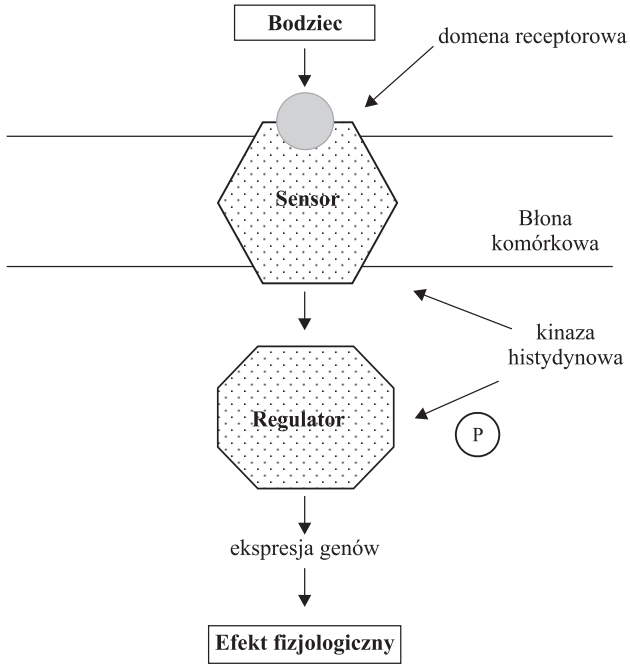
Jednoskładnikowy system transdukcji składa się z pojedynczego polipeptydu lub kompleksu integralnych białek błonowych. Wystająca poza komórkę domena białkowa pełni funkcje receptorowe, natomiast znajdująca się po wewnętrznej stronie błony komórkowej część tego polipeptydu działa jako kinaza serynowo-treoninowa (rys. 104).

Dwuskładnikowy system transdukcji składa się z dwóch odrębnych białek, nazywanych odpowiednio sensorem i regulatorem. Odbiór sygnału przez jedno z nich (sensora) powoduje aktywację (fosforylację) białka drugiego (regulatora). Sensor działa jako kinaza histydynowa. Aktywowane białko regulatorowe oddziałuje na promotory odpowiednich genów, regulując ich ekspresję (rys. 105).

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



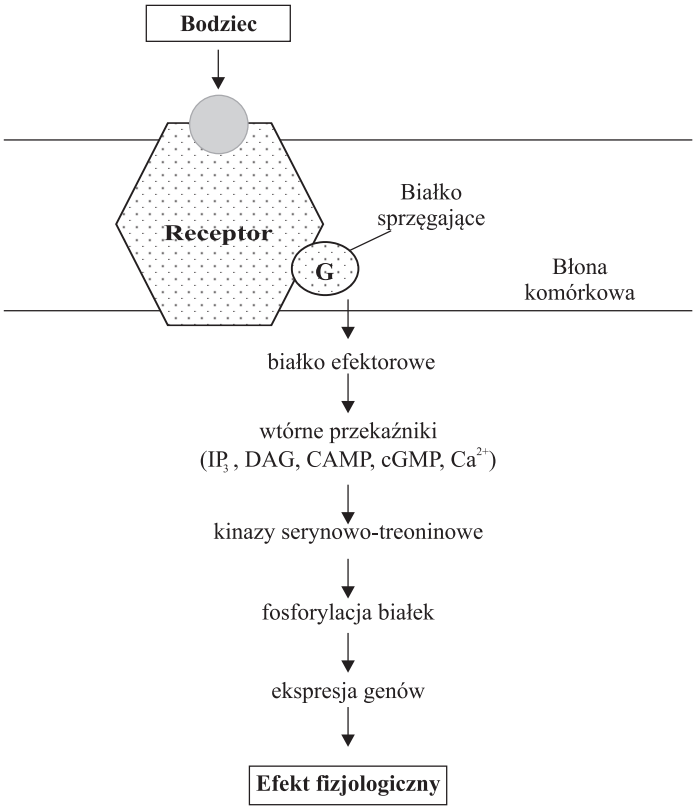
Rys. 104. Jednoskładnikowy system transdukcji sygnałów



Rys. 105. Dwuskładnikowy system transdukcji sygnałów

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Trójskładnikowy system transdukcji zawiera zewnątrzkomórkowy receptor, który po aktywacji oddziałuje z występującym w obrębie błony komórkowej białkiem sprzęgającym (białko G). Białko to przenosi stan pobudzenia receptora na odpowiednie białko efektorowe – enzym bądź białko kanałowe (jonowe). W zależności od efektora jego aktywacja może prowadzić do wzrostu zawartości tzw. **wtórnych przekaźników informacji** w cytoplazmie. Funkcje wtórnych przekaźników mogą pełnić jony wapnia (Ca^{2+}), cykliczne nukleotydy (cAMP, cGMP, cADPR), trifosfoinozytol (IP_3) oraz diacyloglicerol (DAG). Wzrost ich stężenia w cytoplazmie prowadzi do aktywacji odpowiednich białek, głównie kinaz serynowo-treoninowych (rys. 106).



Rys. 106. Trójskładnikowy system transdukcji sygnałów

We wszystkich trzech systemach transdukcji sygnałów najważniejszym etapem jest fosforylacja i defosforylacja białek, związana z działalnością odpowiednich kinaz i fosfataz. Powstanie odpowiedzi komórkowej jest poprze-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

dzone aktywacją kinaz białkowych. W układach jedno- i trójskładnikowych są to kinazy serynowo-treoninowe, w systemie dwuskładnikowym zaś – kinazy histydynowe. W wyniku tego dochodzi do regulacji ekspresji określonych genów i wytworzenia białek regulatorowych, co wiedzie do powstania końcowej odpowiedzi fizjologicznej. Po okresie wzbudzenia komórki, ufosforylowane przez odpowiednie kinazy białka ulegają defosforylacji katalizowanej przez fosfatazy.

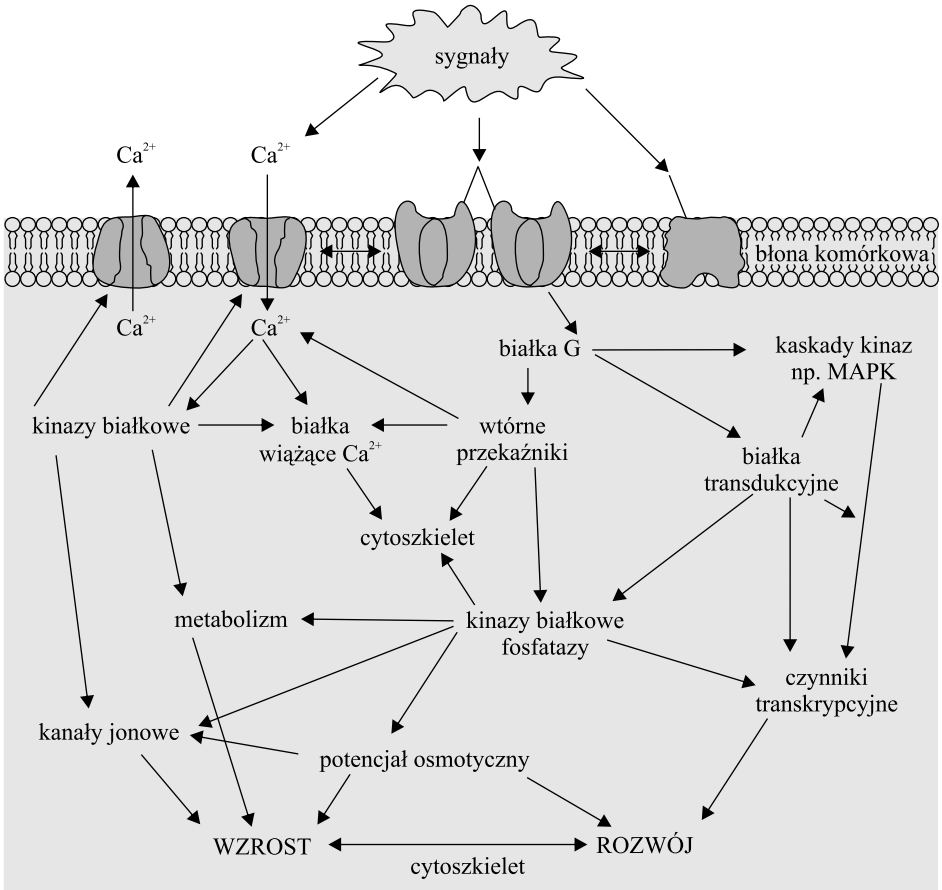
Tak więc odbiorowi bodźca środowiskowego bądź sygnału wewnątrzkomórkowego towarzyszy zawsze zmiana stopnia fosforylacji/defosforylacji określonych białek. U roślin, podobnie jak u zwierząt, zmiana wzorca fosforylacji i defosforylacji prowadzi do powstania odpowiedzi fizjologicznej rośliny. Zwierzęta oraz rośliny rozwinęły głównie jedno- i trójskładnikowe łańcuchy transdukcji sygnałów, natomiast system dwuskładnikowy (najbardziej pierwotny) funkcjonuje u organizmów prokariotycznych (bakterii), pierwotnych organizmów eukariotycznych (np. *Neuropsora*, *Dictiostelium*) oraz u niektórych roślin.

W roślinach funkcjonują więc niezliczone ilości różnych szlaków przenoszenia (transdukcji) sygnałów przyjętych przez receptory. Różne szlaki współdziałają ze sobą w komórce, tworząc **sieć informacyjną**, której końcowym celem jest regulacja ekspresji genów uczestniczących w poszczególnych procesach kontrolowanych przez bodźce wewnętrzne i środowiskowe (rys. 107). Główną rolę odgrywa fosforylacja i defosforylacja białek dokonywana przez kinazy i fosfatazy. W komórkach roślinnych występuje ponad 1000 różnych kinaz białkowych, które fosforylują wyselekcjonowane białka uczestniczące następnie w regulacji metabolizmu oraz wzrostu komórek, a także w procesie przekazywania informacji.

4.5. Rytmy biologiczne roślin

Rytm, czyli regularne powtarzanie się zjawisk biologicznych w czasie, występuje zarówno w procesach metabolicznych, jak i wzrostowo-rozwojowych wszystkich organizmów. Okres rytmów biologicznych jest różny, od minut do lat, a periodyczność może być związana z cyklicznymi zmianami czynników środowiska zewnętrznego, bądź też podlegać kontroli wewnętrznej organizmu. Okresowość procesów biologicznych jest podstawową cechą organizmów ży-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 107. Sieć informacyjna przekazywania sygnałów u roślin

wych, przystosowującą ich cykl rozwojowy do zmian warunków środowiska. Wszystkie procesy życiowe przebiegają albo równomiernie, albo rytmicznie (okresowo). Wśród procesów rytmicznych można wyróżnić dwa podstawowe rodzaje rytmów: egzogenny i endogenny. **Rytm egzogenny** jest wywołany oddziaływaniem na roślinę jednego lub wielu zmieniających się czynników środowiska (np. światło, temperatura). Rytm ten występuje wyłącznie jako konsekwencja zmieniających się okresowo bodźców zewnętrznych. **Rytm endogenny** funkcjonuje, kiedy istnieją oscylacje niezależnie od zmiennych czynników środowiska. Procesy zachodzące w roślinie wykazują wtedy okresowe zmiany, które nie są zsynchronizowane ze zmianami bodźców zewnętrznych.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Rytmy egzogenne występują u roślin bardzo pospolicie. Ponieważ rośliny znajdują się w środowisku, w którym występują dobowe zmiany (światło, temperatura, natężenie pola magnetycznego Ziemi, promieniowanie kosmiczne), to jest naturalne, że wykazują one 24-godzinne rytmy aktywności fizjologicznej. Rozróżnienie jednak, czy są to rytmy egzo-, czy endogenne nie jest łatwe. Pod określeniem „rytm" rozumiemy regularne, okresowe zmiany intensywności różnych procesów, jak fotosynteza, oddychanie, transpiracja, podziały komórkowe, wzrost, wytwarzanie zarodników itd. Rytm charakteryzuje się kilkoma parametrami, takimi jak okres, faza, częstotliwość i amplituda (rys. 108). Procesy rytmiczne nie zawsze występują w regularnej i niezmiennej postaci, z czasem amplituda wahań natężenia procesu może maleć bądź przeciwnie – rosnąć. W pewnym stopniu może też się zmieniać okres rytmu.

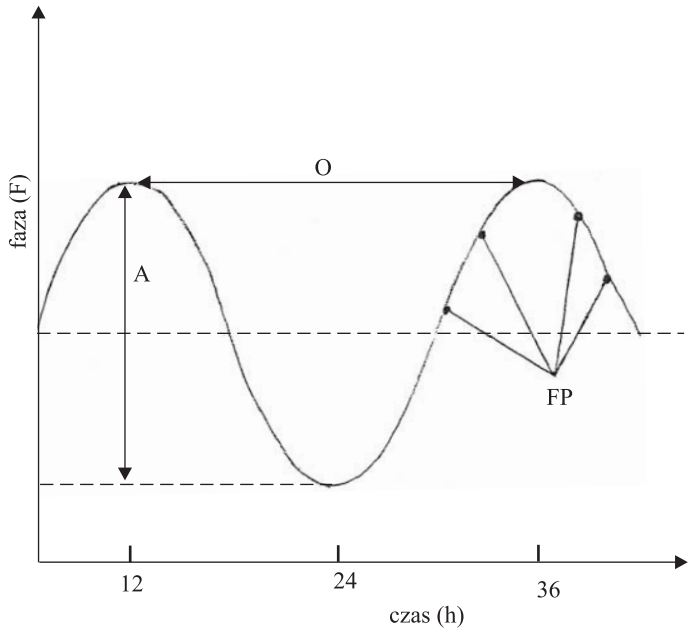
Występują zjawiska rytmiczne o różnym czasie trwania (długości rytmu), od kilku sekund i minut do wielu godzin, a nawet miesięcy. Znane są rytmy okołodobowe (ok. 24 h), pływowe (12.8 h), księżycowe (28 dni), roczne (ok. 12 miesięcy). Rytmy **pływowe** i **księżycowe** są związane ze zmianami grawitacji i stanowią odbicie przebiegu obrotu Ziemi i ruchu Księżyca wokół Ziemi, czyli sił, które powodują przypływy i odpływy. Rytmikę pływową stwierdzono u okrzemek morskich i brunatnic, np. *Fucus*. Glony te wykazują rytmikę procesów metabolicznych dostosowaną do czasu przypływów i odpływów. **Rytm roczny** występuje często u roślin przebywających w warunkach stałej temperatury i oświetlenia. Rytmom takim podlegają zmiany ciśnienia osmotycznego, aktywność niektórych enzymów, zdolność kiełkowania nasion i inne.

Najbardziej znane są rytmy dobowe (ok. 24 h). Endogenne dobowe rytmy spełniać muszą następujące kryteria:

1) okres rytmu około 24-godzinny (20–28 h),
2) rytm utrzymuje się w stałych warunkach oświetlenia i temperatury,
3) rytm zachodzi w szerokim zakresie temperatur fizjologicznych, a jego okres nie podlega większym zmianom,
4) czynniki zewnętrzne (światło, temperatura, czynniki chemiczne) mogą przesuwać fazę rytmu.

Rytmy spełniające te kryteria są rytmami endogennymi i występują one u wszystkich roślin, także drzewiastych. W stałych warunkach środowiska rytmy dobowe mają tendencję do wygaszania. Do funkcjonowania rytmu

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



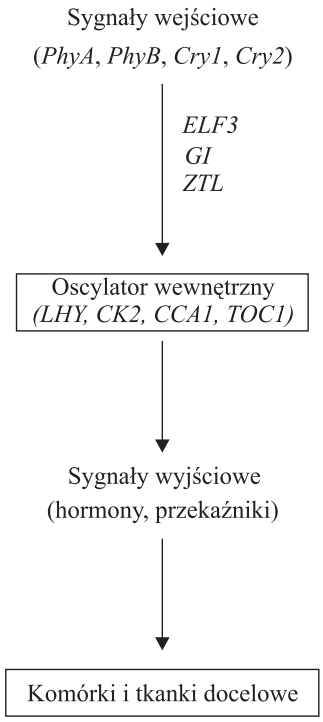
Rys. 108. Charakterystyka rytmu dobowego: F – faza rytmu, FP – punkty fazy, A – amplituda, O – okres rytmu

endogennego nie są konieczne bodźce zewnętrzne, jednak są one w stanie synchronizować zachodzące procesy rytmiczne. Rytmy odzwierciedlają zatem aktywność jakiegoś systemu oscylacyjnego występującego w komórkach. System ten nazywany jest zegarem biologicznym. **Zegar biologiczny** u roślin składa się z:

1) wewnętrznego oscylatora zdolnego do generowania określonego rytmu,
2) mechanizmu dostrajającego zegar wewnętrzny do zewnętrznego rytmu dobowego (księżycowego, rocznego),
3) mechanizmu wyprowadzania sygnałów z oscylatora i przewodzenia ich do miejsc docelowych w organizmie.

Zegar biologiczny jest atrybutem każdego żywego organizmu, występuje zarówno u prokariotów, jak i u eukariotów. Przez wiele lat poszukiwano podstaw jego funkcjonowania. Dopiero badania molekularne wskazały, że istnieją określone geny, których ekspresja warunkuje przebieg procesów oscylacyjnych. Produkty białkowe tych genów są częściami składowymi zegara (rys. 109). U *Arabidopsis thaliana*, a także prawodpodobnie u innych roślin, sygnały wyj-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 109. Funkcjonowanie zegara biologicznego u *Arabidopsis thaliana*. Opis w tekście

ściowe pochodzą od fitochromów (PhyA, PhyB) i kryptochromów (Cry 1, Cry 2). Przekazywanie sygnałów do oscylatora zachodzi z udziałem białek kodowanych przez geny: *ELF3* (ang. *EARLY FLOWERING 3*), *GI* (*GIGANTEA*) oraz *ZTL* (ang. *ZEITLUPE*). Centralne miejsce w mechanizmie funkcjonowania oscylatora zajmują białka kodowane przez geny: *LHY* (ang. *LATE ELONGATED HYPOCOTYL*), *CCA1* (ang. *CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1*) i *TOC1-1* (ang. *TIMING OF CAB EXPRESSION 1-1*). Białka te są fosforylowane przez kinazę CK2 (ang. ***c****asein* ***k****inase 2*). Białka oscylatora hamują ekspresję swoich własnych genów, a to ujemne sprzężenie zwrotne leży u podstaw mechanizmu funkcjonowania zegara. Z oscylatora wychodzą sygnały wyjściowe niosące informację do komórek i tkanek docelowych.

Tak więc funkcjonowanie rytmów biologicznych, które odgrywają olbrzymią rolę w zjawiskach rozwoju i morfogenezy roślin, także drzew, związane jest z molekularnymi mechanizmami działania zegara biologicznego.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Rozdział 5 | *Wzrost i rozwój drzew*

Rośliny w trakcie swojej ontogenezy podlegają ciągłym zmianom wzrostowym i rozwojowym. Dotyczy to wszystkich roślin, także drzew. W przypadku drzew procesy rozwojowe są bardzo skomplikowane i składają się z wielu procesów szczegółowych ściśle ze sobą powiązanych i na siebie się nakładających. Zdefiniowania zatem wymagają takie terminy jak: wzrost, różnicowanie, morfogeneza i rozwój.

W sensie fenomenologicznym pojęcie „**rozwój**" jest terminem nadrzędnym i najszerszym. Obejmuje ono wszystkie zmiany, przeważnie uwarunkowane genetycznie, jakie zachodzą w roślinie w ciągu jej życia, od zapłodnienia komórki jajowej do wytworzenia dojrzałego organizmu, a potem do starości i śmierci rośliny. W tym ujęciu zatem rozwój jest równoznaczny z ontogenezą. Rozwój obejmuje kilka głównych procesów, które współtworzą jego realizację. Są to wzrost, różnicowanie i morfogeneza.

Wzrost jest to nieodwracalne powiększanie się rozmiarów organizmu, a więc przyrost objętości i masy komórek, ilości protoplazmy, składników strukturalnych itd. Wzrost są to więc zmiany ilościowe, jakie dokonują się przez podziały komórkowe oraz powiększanie się komórek.

Konsekwencją procesów wzrostowych jest **różnicowanie** się (specjalizacja, dyferencjacja) komórek. Są to zmiany jakościowe wiodące do powstania pewnych wzorców rozwojowych leżących u podstaw procesu morfogenezy, a więc tworzenia się określonych tkanek i organów. **Morfogeneza** jest to zatem powstawanie nowych form, nowych struktur, nowych organów. Morfogenezą jest więc embriogeneza (tworzenie i rozwój zarodków), histogeneza (tworzenie tkanek), organogeneza (tworzenie organów). Termin „morfogeneza" jest też szeroko stosowany w kulturach tkankowych, gdzie stwierdzenie, że np. kalus rozpoczyna morfogenezę oznacza, iż w tkance dotychczas niezróżnicowanej zaczynają wytwarzać się zaczątki korzeni czy pędów.

Rozwój rośliny jest więc wynikiem wzrostu i różnicowania się komórek oraz morfogenezy organów. Przebieg tych procesów, skoordynowanych w czasie i przestrzeni, wiedzie do powstawania ciągle nowych form i struktur organizmu. Także starzenie się i zamieranie jest częścią rozwoju. Komórki tworzące naczynia i cewki muszą obumrzeć i stać się puste wewnątrz, aby mogły przewodzić wodę i sole mineralne. Także coroczne starzenie się i zrzucanie

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

liści przed zimą i odrzucanie niektórych konarów są normalnymi zjawiskami w rozwoju roślin drzewiastych.

Rozwój drzewa realizowany jest na poszczególnych poziomach jego hierarchicznej struktury, od poziomu molekularnego i komórki do całego organizmu. Każda żywa komórka zawiera informację genetyczną pozwalającą jej na odtworzenie całego organizmu. Praktycznie jednak właściwości te wykorzystywane są u komórek linii generatywnej. Zygota, dzieląc się, daje początek kolejnym pokoleniom komórek, które dzielą się, rosną i różnicują. Procesy te prowadzą do morfogenezy tkanek i organów, a roślina przechodzi kolejne fazy rozwoju wegetatywnego, potem generatywnego, by w końcu wejść w okres starzenia się i śmierci.

5.1. Mechanizmy wzrostu i rozwoju

Wzrost

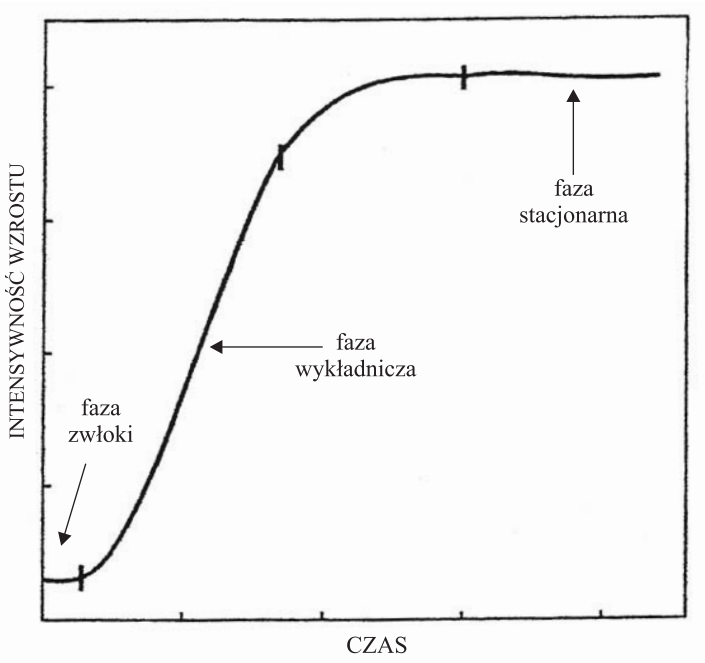
Wzrost jest to nieodwracalny przyrost ciała, jego objętości, masy, liczby komórek i ilości protoplazmy. Niektóre organy roślin (łodyga, korzeń) mogą rosnąć przez całe życie. Ich wierzchołki mają trwale merystematyczny charakter (tkanki twórcze pierwotne) oraz funkcjonują w tych organach także tkanki twórcze wtórne (kambium, felogen). Jest to typ wzrostu **nieograniczonego**. Natomiast organy takie jak liście, kwiaty, nasiona, owoce, charakteryzują się **wzrostem ograniczonym**, tzn. gdy osiągną określone rozmiary, rosnąć przestają. W ten ograniczony sposób rosną także ciała zwierząt.

Wzrost młodej rośliny (siewki), dowolnego organu lub nawet populacji pojedynczych komórek następuje według podobnej dynamiki. Na początku jest tzw. faza wstępna (lag faza) o niewielkim wzroście, potem faza wykładnicza o bardzo silnym wzroście, przechodząca następnie w fazę stacjonarną, w której wzrost zanika (rys. 110).

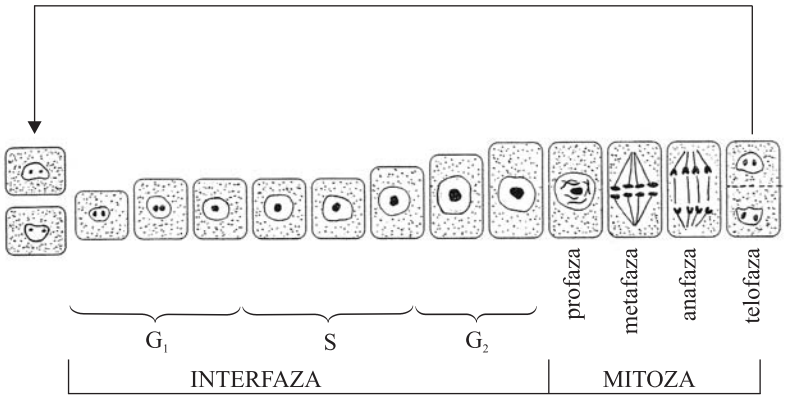
Wzrost jest wynikiem dwóch procesów: podziałów komórkowych oraz wzrostu objętościowego i/lub wydłużeniowego komórek. Oba procesy zachodzą równolegle i równocześnie.

Podziały komórkowe rozpoczynają się podziałami jądra (mitoza) i poprzedzone są tzw. interfazą, w której wyróżnić można fazy G1, S (replikacja DNA) oraz fazę G2 (rys. 111). Procesy te kontrolowane są przez specyficzne białka – cyklazy i kinazy białkowe. Ekspresja genów związanych z indukcją

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 110. Kinetyka procesów wzrostowych



Rys. 111. Cykl życiowy komórki merystematycznej

podziałów komórkowych jest kontrolowana przez hormony roślinne – głównie auksyny i cytokininy. Auksyny wpływają na przebieg replikacji DNA (faza S), cytokininy zaś pobudzają przebieg fazy G2 i przejście do mitozy.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Podziały komórkowe rozpoczynają procesy wzrostowe. Są niezbędne, ale same w niedużym tylko stopniu przyczyniają się do powiększania się rozmiarów rośliny. Właściwy wzrost odbywa się dopiero wtedy, gdy komórki przestają się dzielić. Wtedy rozpoczyna się wzrost wydłużeniowy i objętościowy komórek. Wzrost ten polega na pobieraniu wody, rozciąganiu się ściany komórkowej, syntezie nowych składników, formowaniu się nowych organelli oraz innych struktur komórkowych. Wzrost komórek jest kontrolowany przez czynniki wewnętrzne (geny, hormony, pozycja komórek w organie) oraz środowiskowe (dostępność wody, światło, temperatura, czynniki żywieniowe).

Wzrost komórki roślinnej jest w dużej mierze uzależniony od struktury i właściwości ściany komórkowej. Istnieje konieczność rozluźnienia struktury ściany i zwiększenia jej elastyczności, po to, aby była możliwość wbudowywania nowego materiału budulcowego pomiędzy istniejącymi mikrofibrylami celulozy, co prowadzi do zwiększenia powierzchni ściany (rozciągnięcia). Procesy te zachodzą w środowisku lekko zakwaszonym (pH ~ 5,0) oraz w obecności hormonów – auksyn, cytokinin i etylenu. Zostają uaktywnione enzymy: metyloesteraza pektynowa i **ekstensyny** powodujące rozsuwanie się mikrofibryl celulozowych. Uaktywniają się też niskocząsteczkowe białka – **ekspansyny**, które osłabiają wiązania między mikrofibrylami celulozy i hemicelulozami, co umożliwia przemieszczanie się mikrofibryl.

Podziały i procesy wzrostowe komórek powodują wzrost organów rośliny. Największa szybkość wzrostu zachodzi w strefie podwierzchołkowej łodygi i korzenia (strefy wydłużania się). Procesy wzrostowe zachodzą podczas całego życia rośliny. Jednak w trakcie ontogenezy drzew występują też okresy całkowitego zahamowania, ewentualnie znacznego ograniczenia wzrostu. Ten stan odwracalnego zahamowania aktywności wzrostowej roślin nosi nazwę **stanu spoczynku**. W okresie tym dochodzi do redukcji czynności metabolicznych i hamowania funkcji fizjologicznych. Zdolność wchodzenia roślin w stan spoczynku jest genetycznie utrwaloną cechą przystosowawczą, umożliwiającą roślinie przetrwanie niesprzyjających warunków środowiskowych (np. niska temperatura, susza). W stan spoczynku przechodzić mogą całe rośliny bądź tylko ich części, np. pąki, pędy, bulwy, nasiona i kłącza.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Różnicowanie komórek

Różnicowanie się komórek zaczyna się od stadium, w którym komórki niezróżnicowane dzielą się i rosną (zarodek, merystem). Już wtedy zaczynają pojawiać się w nich zmiany doprowadzające do **determinacji** komórek, a więc wyznaczenia kierunku ich różnicowania. Po tym etapie następuje **stadium rozrostu**, w którym komórki przestają się dzielić, natomiast dalej rosną, osiągając właściwe kształty i rozmiary. Następnie przechodzą w **stadium dojrzewania**, nabierając cech strukturalnych charakterystycznych dla tkanki, w skład której wchodzą. W końcu komórki wchodzą w **stadium dojrzałości**, w którym pełnią w obrębie określonej tkanki właściwe sobie funkcje. Czas trwania komórki w stadium dojrzałości jest bardzo różny, od kilku godzin do wielu dziesiątek lat. W przypadku niektórych tkanek stadium dojrzałości komórek następuje po obumarciu protoplastu, gdy funkcjonuje tylko odpowiednio wykształcona ściana komórkowa. U takich komórek proces programowanej genetycznie śmierci (apoptoza) jest ważnym mechanizmem rozwojowym. Komórki takie (naczynia, cewki, korek, sklerenchyma) odgrywają u drzew bardzo ważną rolę.

Różnicowanie (dyferencjacja) komórek wiedzie zatem zarówno do ich specjalizacji, jak i tworzenia się specyficznego **wzorca różnicowania**, który jest charakterystyczny dla określonego zbioru roślin (gatunek, rodzina).

Los nowej komórki, a więc kierunek jej różnicowania, zależy od wielu czynników zarówno wewnętrznych, jak i środowiskowych. Same podziały komórkowe wprowadzają już elementy różnicowania. Często zachodzą bowiem podziały nierówne i komórki siostrzane różnią się rozmiarami i kształtem, co powoduje ich wejście na różne szlaki różnicowania. Ważną rolę w procesach dyferencjacji odgrywają naprężenia fizyczne, którym komórki są poddane. Naprężenia wewnątrzorganowe są czynnikami wytyczającymi kierunki podziałów i różnicowania poszczególnych komórek. Los poszczególnych komórek jest w dużym stopniu zdeterminowany ich położeniem w rozwijającym się zarodku lub siewce. **Indukcja pozycyjna** różnicowania jest wynikiem oddziaływania sąsiadujących komórek i naprężeń mechanicznych, ale także oddziaływania gradientu różnych czynników środowiskowych (światła, temperatury, wilgotności, grawitacji). Także czynniki wewnętrzne, jak wewnątrzorganowe stężenie CO_2, kwasowość, potencjały błonowe, stężenia hormonów, w kierunkowy sposób indukują różnicowanie się komórek.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

W każdym miejscu organizmu istnieje więc określona **informacja pozycyjna**. Zawiera ona dwa rodzaje informacji: jakościową i kierunkową. **Informacja jakościowa** obejmuje czynniki chemiczne i fizyczne istniejące w danym miejscu, które komórka potrafi rozpoznać i wykorzystać do swej determinacji. **Informacja kierunkowa** to wyróżnienie kierunku w przestrzeni, które wynika z wektorowych i tensorowych właściwości czynników informacji pozycyjnej. Zróżnicowanie koncentracji substancji sygnalnej (np. hormonu) lub innej wielkości skalarnej, wyróżnia kierunek, w którym ta zmiana jest największa, czyli tworzy gradient czynnika (wielkość wektorową). Z kolei istniejące w danym miejscu rośliny naprężenie mechaniczne jest wielkością fizyczną zależną od geometrii układu. Jest to wielkość tensorowa, której główne kierunki w każdym punkcie struktury zależą od istniejącej geometrii. Naprężenie może więc być ważnym czynnikiem sprzęgającym ekspresję genów i metabolizm z geometrią powstających struktur organizmu.

Ogólnym wynikiem postępującego różnicowania jest wybranie przez komórkę określonego wzorca rozwojowego, co jest związane z uruchomieniem mechanizmu sekwencyjnej ekspresji pewnych grup genów, których produkty wpływają na kierunek rozwoju tej komórki. Dochodzi więc do realizacji określonego programu morfogenetycznego, czego wynikiem jest morfogeneza tkanek, organu i całej rośliny. Morfogeneza rośliny jest więc wynikiem działania szeregu różnych programów rozwojowych.

Koncepcja istnienia informacji pozycyjnej zakłada więc występowanie **pola morfogenetycznego** koordynującego procesy wzrostu i różnicowania w procesach morfogenezy tkanek i organów.

Morfogeneza tkanek i organów

Morfogeneza rośliny jest wynikiem procesów wzrostu i różnicowania się komórek, które w odpowiedniej chwili zaczynają realizować konkretne programy rozwojowe. Dochodzi wtedy do powstania specyficznych wzorców różnicowania się komórek w tkanki, a następnie organy. Tworzenie wzorca różnicowania tkanek zależy od dwóch procesów: specyfikacji i interpretacji informacji pozycyjnej. **Specyfikacja** jest to określenie położenia komórki w stosunku do pewnych miejsc organizmu, które tworzą układ współrzędnych wytyczających kierunek spolaryzowania układu. Różnicowanie komórek zachodzi podczas

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

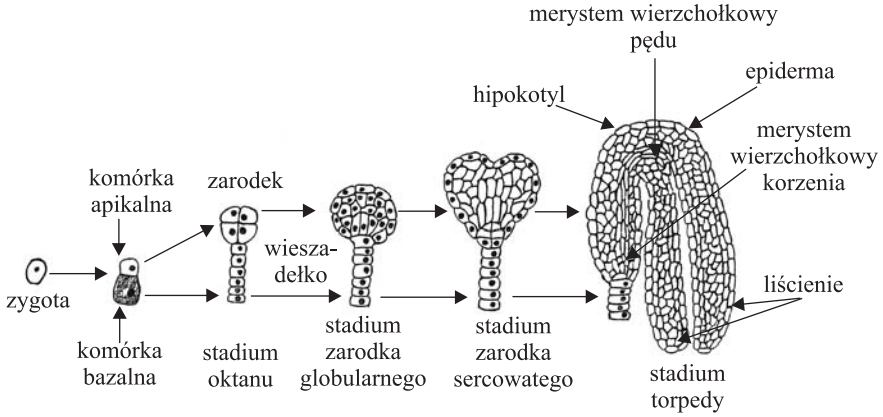
procesu **interpretacji** informacji pozycyjnej i jest spowodowane położeniem komórki w stosunku do układu współrzędnych, a także dostępnością określonych czynników chemicznych i działalnością czynników środowiska zewnętrznego. Bardzo ważną rolę odgrywają gradienty stężeń hormonów oraz mechanizmy sygnałowe funkcjonujące na zasadach kinetyki oscylacyjno-falowej (np. wektor rozchodzenia się fal związany z polarnym transportem auksyny).

Rozwój rośliny, którego częścią jest morfogeneza organizmu, jest zatem realizacją nakładających się na siebie programów. Realizacja ich zależy zarówno od dostępnej informacji genetycznej, jak i substratów do powstawania nowych struktur. Wybór określonego programu rozwojowego zależy od czynników natury wewnętrznej (geny, hormony) oraz czynników zewnętrznych (np. fotoperiod, temperatura).

Morfogeneza roślin i zwierząt różni się. Formowanie się organizmu zwierzęcego zachodzi w fazie embrionalnej i obejmuje podziały, przemieszczanie się powstałych nowych komórek i ich wzajemne oddziaływania. Ukształtowane ciało podlega kontrolowanemu powiększaniu się. U roślin jest inaczej, morfogeneza trwa praktycznie przez całe życie, obecność ścian komórkowych powoduje, że komórki się nie przemieszczają. Ponadto rośliny osiowe nie mają zdolności lokomotorycznych. Są na stałe związane ze środowiskiem ich bytowania. Stąd też zmiany czynników środowiskowych odgrywają szczególnie ważną rolę w kontroli i przebiegu ich morfogenezy.

Pierwszym etapem morfogenezy drzewa jest **embriogeneza**, kiedy z pojedynczej komórki – zygoty – powstaje wielokomórkowy zarodek. W wyniku pierwszego podziału zygoty powstają dwie różniące się komórki. Z jednej z nich wykształca się biegun korzeniowy, z drugiej zaś biegun pędowy (rys. 112). Bardzo młody zarodek wykazuje już więc cechę biegunowości. Po zróżnicowaniu się zarodka na strefę korzenia i strefę pędu, wykształcają się merystemy wierzchołkowe i powstają pierwsze tkanki i organy. W zarodku pojawiają się zawiązki korzenia oraz liści. Skiełkowanie nasienia prowadzi do rozwoju zarodka, a więc uruchomienia działalności promerystemów zarówno korzeniowych, jak i pędowych, czego rezultatem jest wytworzenie właściwej struktury anatomicznej i morfologicznej korzenia, łodygi i liści. Merystemy korzeniowe i pędowe uczestniczą zatem w tworzeniu pierwotnego kształtu rośliny, w wyniku wytwarzania nowych ciągów komórek, które rosnąc i różnicując się, dają początek nowym tkankom i organom. Merystemy wierzchołkowe

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 112. Embriogeneza u roślin dwuliściennych

powodują więc powstawanie tkanek pierwotnych oraz kontrolują morfogenezę korzeni, łodygi i liści. W późniejszym okresie rozwoju rośliny do procesów morfogenezy włączają się także tkanki twórcze wtórne (kambium, felogen), czego wyrazem jest tworzenie się tkanek przewodzących i powstawanie struktury wtórnej korzenia i pędu. Zaczyna tworzyć się właściwy gatunkowi pokrój drzewa z korzeniami, pniem i koroną.

Rośliny nasienne w pewnym okresie swego rozwoju oprócz morfogenezy organów wegetatywnych zaczynają wytwarzać także organy generatywne. Powstają kwiaty, które są zmetamorfizowanymi pędami, a także nasiona i owoce u roślin okrytonasiennych.

U roślin wieloletnich (byliny, drzewa) morfogeneza tkanek i organów trwa przez całe ich życie. Organy stare zostają zastępowane przez młode. Wraz z upływem czasu procesy morfogenetyczne stają się mniej intensywne, nie mniej jednak morfogeneza trwa, dopóki tkanki twórcze (merystematyczne) są aktywne.

Regulacja procesów wzrostu i rozwoju

Wzrost i rozwój drzewa związane są z kontrolowanym uruchomianiem informacji genetycznej zawartej w genomie komórki. Organizm składa się jednak z dużej liczby komórek. Tworzenie tkanek, organów, ich budowy wewnętrznej i zewnętrznej jest więc wielokrotnością procesów różnicowania i realizacją

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

pewnego wzorca morfogenetycznego. To zwielokrotnienie nie jest jednak prostą sumą zjawisk zachodzących w poszczególnych komórkach. Każdy wyższy poziom organizacji biologicznej rośliny uzyskuje nowe cechy i właściwości. Morfogeneza drzewa polega więc na powstawaniu i nakładaniu się na siebie kolejnych poziomów hierarchicznej struktury organizmu. Muszą zatem istnieć systemy indukcyjne i kontrolne koordynujące całość morfogenezy. Generalnie regulacja występuje co najmniej na trzech poziomach:

1) wewnątrzkomórkowym,
2) międzykomórkowym (-tkankowym, -organowym),
3) środowiskowym.

Na poziomie **komórkowym** funkcjonują mechanizmy warunkujące aktywację genów oraz regulujące ich działanie. Wynikiem tego jest synteza specyficznych białek determinujących metabolizm komórki. Każda żywa komórka roślinna jest totipotencjalna, czyli zawiera w genomie plan morfogenezy całego organizmu. Jednakże tylko niektóre geny ulegają ekspresji, a mechanizmy ich uruchamiania są precyzyjnie kontrolowane.

Na poziomie **międzykomórkowym**, tkankowym i całego organizmu, ważną rolę morfogenetyczną odgrywają aktywne substancje chemiczne, a wśród nich fitohormony i substancje wzrostowe.

Mechanizmy regulacji wewnątrz- i międzykomórkowych są bardzo podatne na wpływ środowiska. Czynniki **środowiskowe** współuczestniczą w określaniu charakteru procesów rozwojowych, wpływając silnie na morfogenezę rośliny.

U podstaw regulacji procesów wzrostu i rozwoju drzewa leży sposób funkcjonowania genów. Cały zasób informacji o budowie, rozwoju i funkcjonowaniu organizmu jest zawarty w strukturze DNA. Geny kodują powstawanie różnego rodzaju białek, proces rozpoczyna się od transkrypcji, której regulacja ma duże znaczenie w procesach różnicowania. Geny, ogólnie rzecz biorąc, można podzielić na dwie grupy. Pierwsza – to tzw. **geny konstytutywne.** Są to geny białek efektorowych (strukturalnych, enzymatycznych, transportujących, zapasowych, sygnałowych, receptorowych), funkcjonujące przez cały czas życia i kontrolujące podstawowe procesy życiowe rośliny. Druga grupa, znacznie większa, to geny kodujące białka, nazywane czynnikami transkrypcyjnymi, które służą do regulacji transkrypcji innych genów, obu grup. Geny kodujące czynniki transkrypcyjne to **geny regulatorowe**, które kodują białka po to, aby

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

aktywować nimi transkrypcję innych genów, w tym również regulatorowych. Czynniki transkrypcyjne mają co najmniej dwie odrębne domeny: domenę wiążącą DNA oraz domenę aktywującą. Niektóre czynniki transkrypcyjne mają jeszcze dodatkowo domenę wiązania liganda (np. hormonu). Taki czynnik transkrypcyjny jest więc zarazem szczególnym rodzajem receptora hormonu.

Domeny wiążące DNA są bardzo konserwatywnymi sekwencjami aminokwasów i jest ich tylko kilka typów. Najważniejsze to: palce cynkowe, helisa–skręt–helisa i dimerowe suwaki leucynowe. Są one jak gdyby „kluczami" uruchamiającymi transkrypcję genów. Szczególnie konserwatywny jest motyw: helisa–skręt–helisa, nazywany homeodomeną. Geny regulatorowe kodujące czynniki transkrypcyjne z homeodomenami nazywane są **genami homeotycznymi**, zaś sekwencje kodujące homeodomeny – homeoboksami. Geny homeotyczne występują u wszystkich organizmów eukariotycznych i odgrywają wiodącą rolę w procesach różnicowania i morfogenezy, uruchamiając ekspresję innych klas genów regulatorowych. Geny homeotyczne koordynują całokształt przebiegu procesów morfogenetycznych poprzez kierunkowe uruchamianie aktywności genów regulatorowych. Konkretne geny regulatorowe są bowiem aktywne tylko w określonych tkankach, warunkach środowiska komórek i w określonych stadiach rozwojowych. O tym, kiedy dane geny regulatorowe są uruchamiane, decyduje aktualnie realizowany program genetyczny, który leży u podstaw określonego wzorca rozwojowego. Istnienie genów regulatorowych aktywujących inne geny regulatorowe oznacza, że tworzy się hierarchiczny system regulujący kolejne etapy różnicowania i morfogenezy rośliny.

Realizacja pełnego programu rozwojowego rośliny ma zatem charakter hierarchiczny, jest wynikiem realizacji całego szeregu różnych szczegółowych programów. Ich włączanie zależy od informacji genetycznej, czynników indukujących (wewnętrzne, czynniki środowiskowe) oraz gotowości komórek do podjęcia realizacji określonego programu rozwojowego. Gotowość ta wynika z właściwości metabolicznych, struktury komórki i aktualnego działania innych programów rozwojowych.

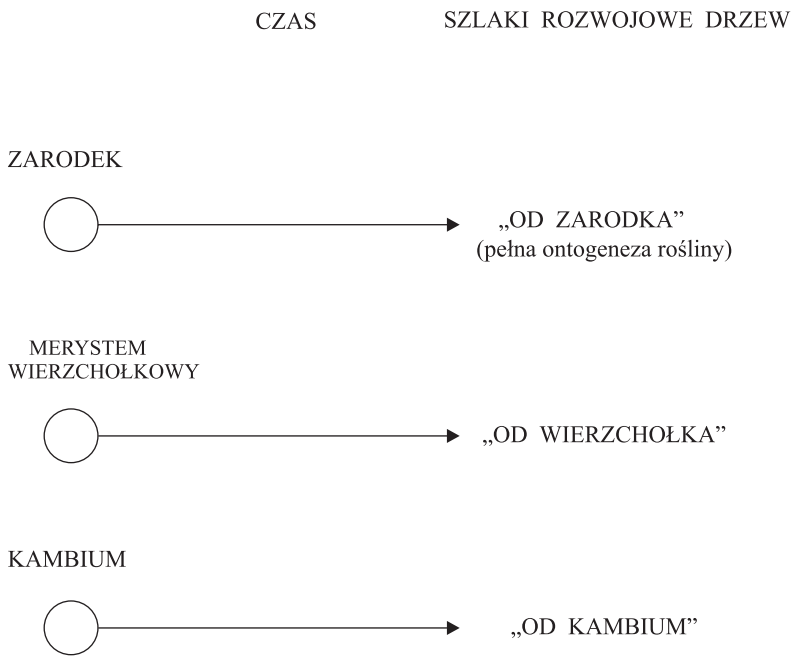
Wzrost i rozwój drzewa jest więc kontrolowaną przez geny realizacją nakładających się na siebie i następujących po sobie programów rozwojowych. W czasie rozwoju następuje selekcja i wybór kolejnych programów, o czym decyduje cały kompleks czynników (wewnętrznych i środowiskowych) indukujących procesy różnicowania. Wybór określonego programu rozwojowego

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

zależy także często od specyficznego czynnika epigenetycznego (np. fotoperiodu, temperatury) i może mieć charakter gatunkowo specyficzny. Niezależnie jednak od tego, jaki program rozwojowy zostanie wybrany, jego realizacja pozostaje pod kontrolą określonych genów regulatorowych.

- **Szlaki rozwojowe drzew**

U drzew wyróżnić można trzy główne szlaki rozwojowe: „od zarodka", „od wierzchołka", „od kambium" oraz szlaki fakultatywne (rys. 113).



Rys. 113. Główne szlaki rozwojowe w roślinie wieloletniej

Szlak rozwojowy drzewa jako **całości** rozpoczyna się zygotą przekształcającą się w zarodek i przebiega aż do naturalnej śmierci rośliny.

Pewne komórki w młodej roślinie zachowują stan embrionalny, jaki miały w zarodku, i tworzą merystemy wierzchołkowe. Merystemy te w wierzchołkach wzrostu rośliny wytwarzają ciągle nowe pokolenia komórek, z których

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

powstają nowe tkanki i organy. Działalność merystemów wierzchołkowych powoduje długowieczność roślin, a w przypadku rozmnażania wegetatywnego stanowi wręcz o ich nieśmiertelności. Ten rozwój rośliny „**od wierzchołka**" powoduje , że poszczególne pędy i korzenie drzewa mają podwójny wiek: całej rośliny (np. 30 lat) i swój własny (np. 2 lata).

U drzew występuje jeszcze inny szlak rozwojowy rozpoczynający się „**od kambium**". Łodygi i korzenie drzew mają zdolność rozrastania się na grubość dzięki działalności wtórnej tkanki twórczej, kambium, która odkłada ciągle do wewnątrz nowe warstwy drewna, a na zewnątrz nowe warstwy łyka. W rozwoju tym różnicują się tkanki drewna i łyka wtórnego. Działalność kambium, a także felogenu powoduje powstawanie wtórnej budowy anatomicznej łodyg i korzeni.

U drzew funkcjonują ponadto **fakultatywne** szlaki rozwojowe polegające na możliwości przekształcania się jednych tkanek stałych w inne. I tak np. komórki miękiszowe mogą ponownie uzyskać zdolności podziałowe (powstanie kambium czy felogenu) albo przekształcić się w sklereidy.

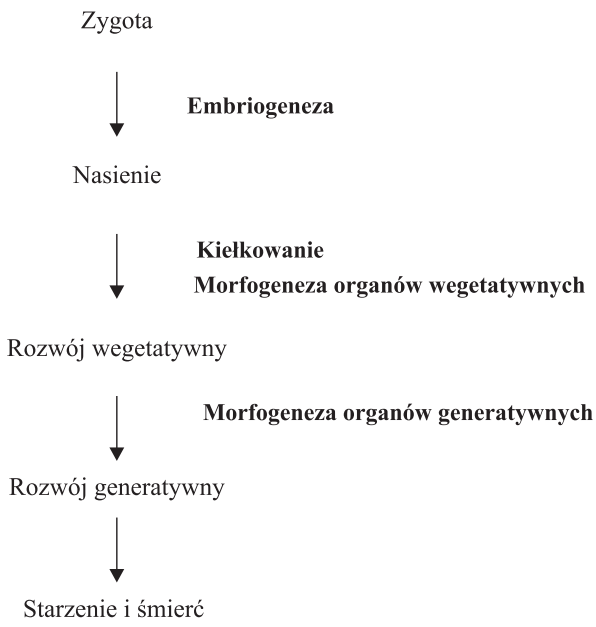
Występowanie u drzew różnych szlaków rozwojowych jest wyrazem ich przystosowania do życia w różnych warunkach środowiskowych. Nie mając zdolności lokomotorycznych, drzewa są zmuszone do podjęcia „walki" o swoje przeżycie w warunkach ekstremalnych. Reakcją zwierzęcia na czynniki uszkadzające jest ucieczka, reakcją rośliny – uaktywnienie względnie zahamowanie aktywności merystemów. Roślina reaguje na niepomyślne czynniki zewnętrzne przyspieszeniem procesów rozwojowych (ruchy organów, szybki wzrost elongacyjny) bądź ich zahamowaniem (okresy spoczynku). Reagowanie drzewa na niepomyślne czynniki zewnętrzne określoną aktywnością merystemów jest więc ewolucyjnie wypracowaną zdolnością adaptacyjną. Rośliny zatem, dużo bardziej niż zwierzęta, mają rozbudowany system monitorowania i reagowania na zmieniające się czynniki zewnętrzne.

5.2. Kiełkowanie nasion i rozwój wegetatywny drzew

5.2.1. Kiełkowanie nasion

Ontogeneza rośliny drzewiastej rozpoczyna się w momencie zapłodnienia komórki jajowej przez komórkę generatywną męską (pyłek) i powstania zygoty (rys. 114). Zasadniczy wzorzec różnicowania organizmu powstaje bezpośrednio

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 114. Fazy rozwoju ontogenetycznego roślin nasiennych

po zapłodnieniu w trakcie ważnych podziałów zygoty i postępującego rozwoju zarodka. Jest to proces embriogenezy.

Przyjmuje się jednak powszechnie, że początkiem rozwoju młodego drzewa jest kiełkowanie nasienia, ponieważ od nasienia rozpoczyna się niezależny byt rośliny potomnej. Proces embriogenezy zachodzi jeszcze w łączności z organizmem macierzystym.

Kiełkowanie jest zespołem procesów zachodzących w nasieniu, których wynikiem jest aktywacja zarodka, prowadząca do inicjacji wzrostu siewki. Zimą nasiona będące w stanie spoczynku narażone są na zmienne warunki termiczne i wilgotnościowe w glebie, co prowadzi do naruszenia szczelności okrywy nasiennej (stratyfikacja, skaryfikacja, działalność grzybów). Dzięki temu, pomimo niskich temperatur, nasiona pęcznieją i wraz z nadejściem wiosny oraz sprzyjających warunków termiczno-wilgotnościowych proces kiełkowania wchodzi w fazę realizacji. Podczas pęcznienia powstaje ciśnienie o wartości do 100 MPa, które umożliwia dalsze wchłanianie wody przez nasienie. W tym czasie do napęczniałych nasion przenika tlen oraz rozpoczyna się intensywne oddychanie. Rozkładowi ulegają inhibitory kiełkowania (związki

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

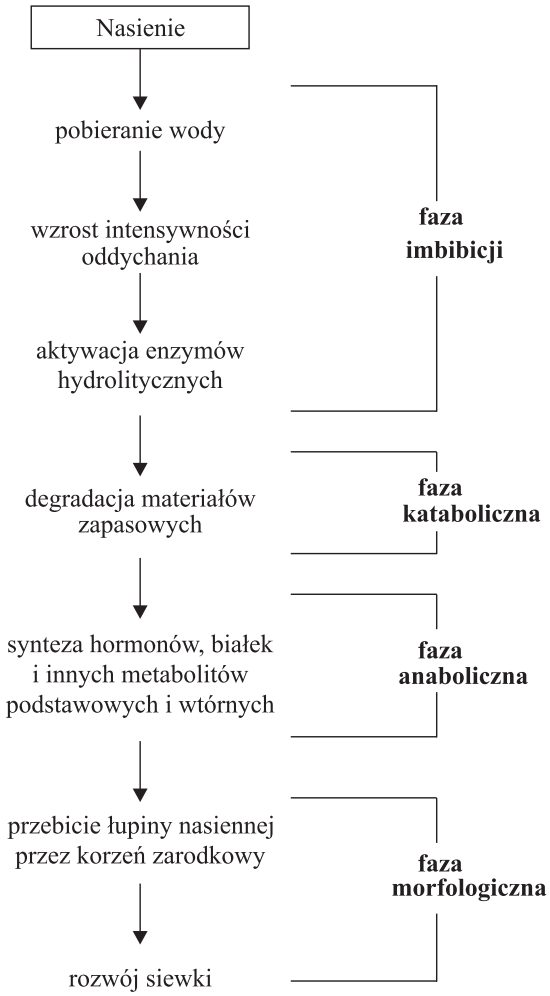
fenolowe, ABA) i pojawiają się wysokie stężenia giberelin, auksyn i cytokinin, co wzmaga działalność enzymów hydrolitycznych, rozkładających materiały zapasowe w liścieniach lub bielmie. Substancje zapasowe, jak skrobia, tłuszcze, białka, ulegają enzymatycznemu rozkładowi, a następnie przekształcają się w nadające się do transportu cukry (sacharozę). Cukry przedostające się do zarodka są włączane do metabolizmu. Część zostaje rozkładana w procesach oddechowych, pozostałe zaś są przekształcane metabolicznie na związki budulcowe typu białek, fosfolipidów, celulozy, pektyn, nukleotydów i innych związków potrzebnych do budowy i funkcjonowania młodej siewki.

W przebiegu kiełkowania nasion występują więc cztery fazy: imbibicji, kataboliczna, anaboliczna i morfologiczna (rys. 115). W **fazie imbibicji** zachodzi pobieranie wody i wydatny wzrost intensywności oddychania. Prowadzi to do uaktywnienia enzymów hydrolizujących polisacharydy ścian oraz skrobię. W **fazie katabolicznej** zostaje uruchomiona hydroliza i degradacja tłuszczów i białek, po to, aby w następującej z kolei **fazie anabolicznej** tworząca się nowa roślina syntetyzowała swoje własne białka, tłuszcze, cukrowce, hormony i inne metabolity niezbędne do jej wzrostu i rozwoju. Konsekwencją przemian metabolicznych trzech pierwszych faz jest przebicie się przez tkanki okrywające korzenia zarodkowego, a następnie łodygi wraz z tworzącymi się liśćmi, co oznacza, że kiełkowanie jest zakończone i młoda roślina wchodzi w fazę rozwoju wegetatywnego.

5.2.2. Rozwój wegetatywny

Rozwój wegetatywny (młodociany i dojrzały) obejmuje okres od zakończenia kiełkowania do osiągnięcia przez roślinę stanu gotowości do kwitnienia, czyli przejścia do fazy rozwoju generatywnego. Młoda siewka, po skiełkowaniu, rozpoczyna autotroficzny sposób odżywiania i rosnąc, tworzy organy wegetatywne, tj. korzenie, łodygę i liście. Powstaje typowe drzewo z korzeniami, pniem i koroną. Jest to proces **morfogenezy wegetatywnej**, prowadzący do zrealizowania genetycznie zakodowanego wzorca rozwojowego gatunku, do którego dane drzewo należy. Czas trwania fazy wegetatywnej u drzew jest cechą gatunkową i wynosi od kilku do kilkudziesięciu lat. Rośliny drzewiaste, rosnąc w zwartym lesie, przechodzą dłuższy okres wegetatywny niż drzewa tego samego gatunku rosnące pojedynczo (sosna rosnąca pojedynczo około

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 115. Fazy kiełkowania

15–20 lat, w zwarciu około 40 lat). Rośliny w okresie młodocianym różnią się od roślin dojrzałych wieloma cechami:

1) budową anatomiczną i pokrojem rośliny,
2) kształtem liści i ich wielkością,
3) silną reakcją na bodźce tropiczne,
4) intensywnym wzrostem elongacyjnym i dużą aktywnością metaboliczną,
5) zwiększonymi zdolnościami regeneracyjnymi.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Rozwój wegetatywny zachodzi na różnych poziomach organizacji biologicznej drzewa. W organizmie, rozpatrywanym jako całość, powstają nowe organy (korzenie, pędy, korona). Z kolei w każdym z organów zachodzą procesy tworzenia się nowych tkanek i komórek. Tak więc funkcjonuje wiele nakładających się na siebie szlaków rozwojowych, których efektem jest coraz bardziej zróżnicowane ciało rośliny.

Po rozpoczęciu się procesu rozwoju głównych organów roślinnych, każdy z wyodrębnionych organów podlega dalszemu, stosunkowo niezależnemu, rozwojowi. O niezależności poszczególnych procesów rozwojowych świadczy fakt, że np. zawiązek liściowy może podlegać pełnemu procesowi rozwojowemu nawet po oddzieleniu go od rośliny i umieszczeniu na pożywce. Rozwój drzewa jako całości jest jednak procesem zespolonym i zbyt wyraźne odgraniczanie różnicowania organów od różnicowania tkanek i komórek nie ma uzasadnienia. Różnicowanie np. tkanki przewodzącej jest procesem, który przebiega w sposób ciągły w całej roślinie. Istnieje bez wątpienia ścisłe współuzależnienie rozwoju i funkcjonowania rośliny jako nienaruszonej całości. Ciało drzewa powstaje na planie dwóch prostopadłych do siebie osi. Pierwsza – to oś wyznaczająca szczyt i podstawę rośliny (oś apikalno-bazalna). Druga – to oś promienista (radialna), która zaznacza się w pędzie i korzeniach w postaci epidermy, miękiszu zasadniczego (kory pierwotnej) oraz walca osiowego (rdzeń i wiązki przewodzące).

Zawiązki korzenia powstają podczas embriogenezy. W trakcie kiełkowania nasion korzonek zarodkowy (radikula) rośnie i przekształca się w pierwszy (pierwotny) korzeń, przez który młoda siewka nawiązuje kontakt ze środowiskiem (glebą). W zależności od rodzaju drzewa powstający z radikuli korzeń pierwotny może albo przekształcać się w korzeń główny (system palowy), od którego będą odchodzić liczne korzenie boczne, albo korzeń główny nie powstaje, a w jego miejsce tworzą się liczne korzenie przybyszowe (system wiązkowy). Systemy korzeniowe charakteryzują się wysokim stosunkiem powierzchni do objętości. Sprzyja to procesom absorpcji wody i soli mineralnych z gleby.

W rozwijającym się każdym korzeniu wyróżnia się kilka stref: otoczona czapeczką strefa merystemu wierzchołkowego, strefa wydłużania, strefa włośnikowa i wyrośnięta. Powstające w strefie merystematycznej w wyniku podziałów komórki stopniowo oddalają się od obszarów intensywnych podziałów. Zaczynają wydłużać się i z czasem różnicować. Powstają kolejno wszyst-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

kie budujące korzeń tkanki. Powstaje epiderma, kora pierwotna, endoderma, okolnica (perycykl) i walec osiowy z wiązkami przewodzącymi. Z czasem powstają korzenie boczne z ośrodków merystematycznych odróżnicowanych w okolnicy, powyżej strefy włośnikowej. Rosnący korzeń boczny przebija się przez endodermę, korę pierwotną i epidermę na zewnątrz. Korzeń boczny ma budowę anatomiczną podobną do korzenia głównego oraz zrośnięte z nim tkanki przewodzące. Korzenie boczne tworzą korzenie drugiego, trzeciego... n-tego rzędu, czyli szkieletowe, z których u drzew wyrastają tzw. korzenie ssące ze strefami włośnikowymi.

Na jeden centymetr długości korzenia ssącego przypada kilkaset stożków wzrostu, wzrastających do 20 mm dziennie. Tworzy się zatem olbrzymi system korzeniowy, który penetruje glebę, sięgając niekiedy kilkadziesiąt metrów w głąb. Powierzchnia chłonna i zasięg takich korzeni przewyższają nawet kilkaset razy powierzchnię nadziemną drzewa. Korzenie drzew rosną intensywnie wiosną i latem. Przy niedoborach wody występuje obumieranie korzeni ssących. Szybkość wzrostu korzeni zależy od odpowiedniej temperatury (optimum około 25^{o}C), uwodnienia oraz obecności tlenu. Niedobory wody i składników mineralnych wywołują silny rozrost systemu korzeniowego kosztem części nadziemnej drzew. Natomiast susza glebowa wiedzie do hamowania wzrostu i rozgałęziania się korzeni. Na bujny wzrost korzeni wpływa korzystnie duża powierzchnia liści, ponieważ zapewnia to dopływ asymilatów oraz hormonów roślinnych (np. auksyn). U wielu drzew tego samego gatunku (np. sosna, dąb, olsza) rosnących obok siebie dochodzi do zrastania się korzeni, co ułatwia tym drzewom pobieranie wody i związków mineralnych z gleby. Korzenie przybyszowe, tworzące się na innych organach (łodygach, liściach), powstają z wtórnych merystemów. Ich powstawanie, lokalizacja i dynamika wzrostu są charakterystyczne dla sadzonek różnych drzew.

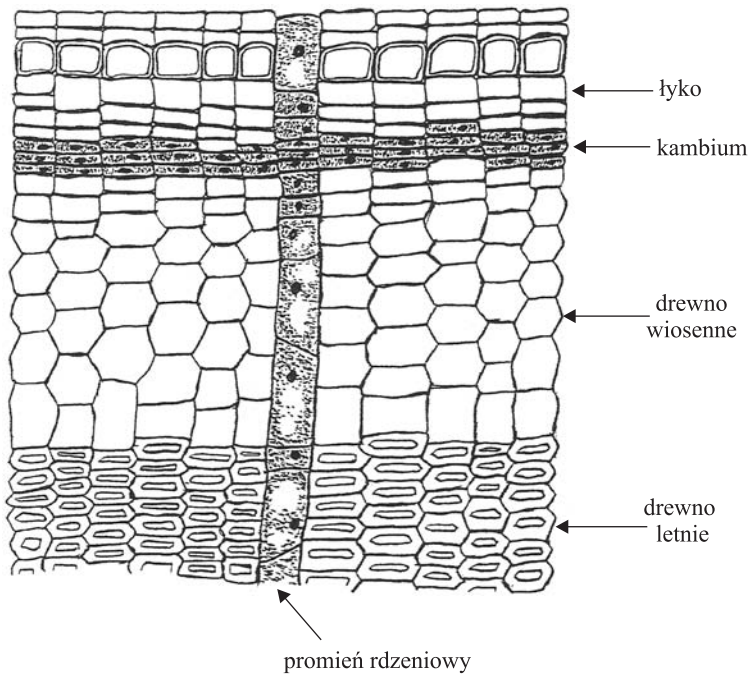
Struktura nadziemna drzewa (pęd) powstaje w wyniku podziałów komórek merystemu stożka wzrostu pędu, który istnieje już w zarodku nasienia. W wyniku aktywności tych tkanek twórczych pierwotnych oraz tkanek twórczych wtórnych (kambium i felogen) powstaje zarówno pęd główny, jak i tworzące się później z pąków bocznych rozgałęzienia (korona i liście). Część nadziemna drzewa składa się bowiem ze strzały pnia i rozgałęzionej korony.

Wzrost łodygi następuje zatem wskutek aktywności podziałowej stożków wzrostu. Powstające komórki w odległości kilku milimetrów od stożka

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

wzrostu zaczynają się wydłużać, co powoduje wzrost pędu. Stożki wzrostu pędów drzew cechuje cykliczna aktywność, trwająca średnio kilkadziesiąt (drzewa owocowe), 400–800 (sosna, dąb, modrzew), 3–8 tysięcy (sekwoja, baobab, drzewo smocze) lat. Drzewo w tym czasie powiększa zarówno koronę, jak i pień. Przyrost na grubość pnia powoduje kambium zlokalizowane między drewnem i łykiem. Kambium drzew zaczyna swą działalność w naszym klimacie zazwyczaj w maju, a kończy w sierpniu. Najintensywniejszy przyrost sosny i modrzewia występuje w czerwcu, a buka i dębu w lipcu.

Działalność kambium stymuluje powstanie rocznych słojów przyrostu drewna, w których komórki ulegają szybkiej lignifikacji i zamieraniu, co powoduje powstanie naczyń i cewek. W każdym słoju rocznego przyrostu drzewa na grubość można rozróżnić dwie warstwy, tzw. drewno wiosenne (wczesne) i drewno letnie (późne) (rys. 116). W drewnie wiosennym występują większe komórki, co świadczy o lepszym w tym czasie zaopatrzeniu w wodę i niezbędne składniki strukturalne. Drewno letnie tworzą mniejsze komórki, bardziej zbite,



Rys. 116. Kambium w łodydze sosny

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

o grubszych ścianach komórkowych. W czasie przyrostu na grubość powstają i rozrastają się także promienie rdzeniowe o żywych komórkach miękiszowych. Ich funkcją jest doprowadzenie wody i związków mineralnych z naczyń i cewek drewna do strefy podziału i wzrostu komórek w kambium. Komórki promieni rdzeniowych mogą także gromadzić związki zapasowe, jak skrobia i tłuszcze.

Analiza przyrostów rocznych drzewa (słojów) daje informacje o warunkach klimatycznych w tym okresie. Dendrochronometria pozwala więc na historyczne odtworzenie warunków wilgotnościowych i temperaturowych, w których drzewo rosło.

U różnych gatunków drzew szybkość wydłużania się pędu jest zróżnicowana i zależy od cech genetycznych oraz warunków środowiskowych. Średnio drzewa przyrastają w okresie aktywności merystemów od 0,25 do 5 mm na godzinę. Dzięki wieloletniej aktywności stożków wzrostu drzewa leśne osiągają wysokość około 40–60 m, sekwoja nawet 100 metrów. Największa intensywność przyrostu na wysokość różnych drzew jest zróżnicowana w czasie. U sosny np. między 5 a 15, a u buka między 10 a 40 rokiem życia.

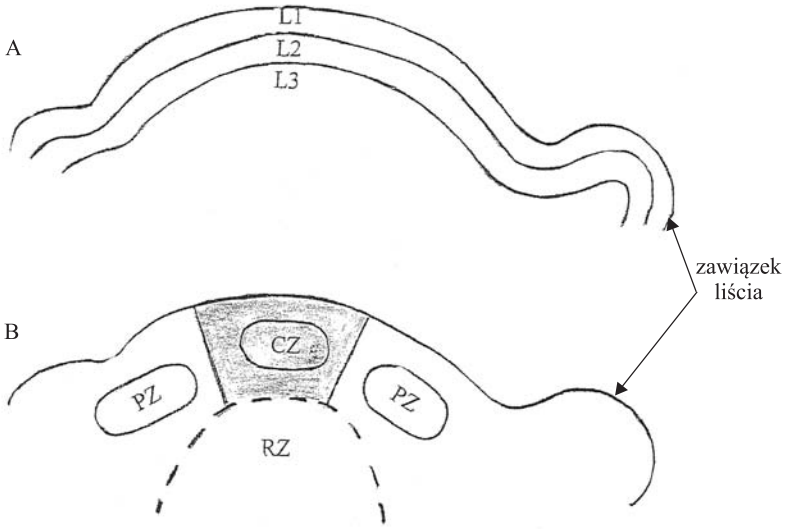
Strukturę pnia drzewa oprócz kambium tworzy także felogen, który dzieląc się, wytwarza warstwę korka i felodermy. Powstaje peryderma, która w pniu drzew tworzy wtórną tkankę okrywającą, tzw. korowinę.

W merystemie stożka wzrostu komórki inicjalne są ułożone w trzy warstwy (rys. 117). Wyróżnić można także kilka stref: centralną (CZ), peryferyczną (PZ) oraz merystem żebrowy (RZ). Strefy te różnią się tempem podziałów komórkowych oraz stopniem ekspresji genów biorących udział w zjawiskach morfogenezy tkanek i organów. W powstawaniu zawiązków liści uczestniczą wszystkie warstwy komórek inicjalnych (L1, L2, L3), leżące w peryferycznej części (PZ) merystemu stożka wzrostu. Proces rozwoju liścia zachodzi w trzech etapach:

1) powstanie bocznego uwypuklenia promerystemu stożka wzrostu,
2) wykształcenie się osi liścia,
3) tworzenie się i rozrost blaszki liściowej.

Powstawanie zawiązków liści zależy od natężenia i jakości światła, temperatury oraz koncentracji fitohormonów. Im wyższe natężenie czerwieni w widmie świetlnym i wyższa temperatura (25–30°C), tym więcej tworzy się zawiązków liści. Dla późniejszego wykształcenia się osi liścia i rozrostu blaszki liściowej kontrolę sprawuje system fitochromowy (światło), układ hormonalny oraz temperatura (optymalna około 20°C).

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 117. Warstwowa (A) i strefowa (B) organizacja merystemu wierzchołkowego pędu

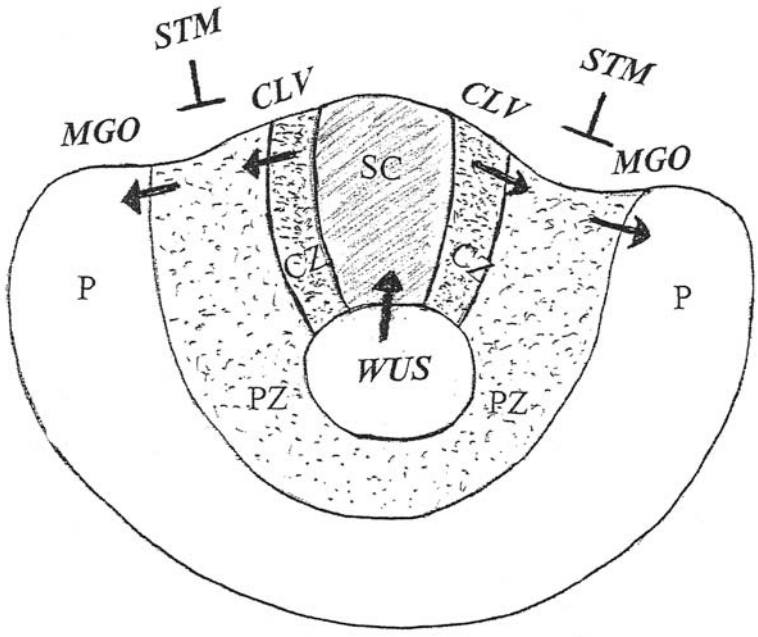
Budowa i kształt powstającego liścia jest uzależniona od cech genetycznych gatunku oraz warunków środowiskowych. Początkowy wzrost liścia wymaga dopływu asymilatów z liści starszych. Gdy liść osiąga 20–30% swej wielkości ostatecznej, staje się samowystarczalny, a w miarę dalszego wzrostu zaczyna eksportować asymilaty do innych organów. Drzewa wytwarzają ogromną liczbę liści. Stosunek łącznej powierzchni liści drzewa do powierzchni gleby ocienianej przez koronę określa potencjalną wydajność fotosyntezy z danego areału. Na 1 m^2 gleby przypada około 4–6 m^2 liści drzew leśnych rosnących w zwarciu. Natomiast stosunek powierzchni liści do suchej masy rośliny może być wskaźnikiem jej produkcyjności. Im większa powierzchnia liści, tym większy przyrost drzew na grubość i wysokość. Jednohektarowa plantacja 40-letniego dębu tworzy około 2 ton suchej masy liści, w tym samym czasie powstaje około 6 ton suchej masy przyrostu.

Ogólne mechanizmy wzrostu i rozwoju omówiono w rozdziale 5.1, dlatego w tym miejscu przedstawione zostaną tylko niektóre aspekty regulacji rozwoju wegetatywnego.

W ostatnich latach poznano rolę wielu genów uczestniczących w regulacji rozwoju wegetatywnego roślin. W tworzeniu się nowych struktur rosnącej rośliny podstawową rolę odgrywa merystem stożka wzrostu pędu (SAM,

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

ang. ***s**hoot **a**pical **m**eristem*). Geny *STM* (*SHOOT MERISTEMLESS*) i *CUC2* (*CUP-SHAPED COTYLEDON2*) kontrolują powstanie strefy centralnej (CZ), zaś gen *ANT* (*AINTEGUMENATA*) – strefy peryferycznej (PZ) merystemu wierzchołkowego pędu (rys. 118). Z kolei *UFO* (*UNUSUAL FLORAL ORGANS*) oraz *CLV1* i *CLV3* (*CLAVATA1, 3*) kontrolują procesy podziałowe w strefie centralnej merystemu. Aktywacja genów *WUS* (*WUSCHEL*) oraz *CLV1* i *CLV3* powoduje intensywne podziały komórkowe w strefie centralnej (CZ) i przemieszczanie się komórek do strefy peryferycznej (PZ). W strefie peryferycznej aktywność genu *MGO* (*MGOUN*) wywołuje inicjację tworzenia organów bocznych. Ekspresja genów *STM*, *WUS*, *MGO* i *CLV1,3* prowadzi więc do inicjacji podziałów komórkowych w strefie centralnej i peryferycznej merystemu wierzchołkowego pędu, co rozpoczyna proces różnicowania się łodygi, liści i organów bocznych.



Rys. 118. Geny kontrolujące funkcjonowanie merystemu wierzchołkowego pędu. CZ – strefa centralna, PZ – strefa peryferyczna, SC – centrum spoczynkowe, P – zawiązki organów

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Rozwój wegetatywny rośliny jest zatem związany z kaskadową ekspresją szeregu genów, których produkty białkowe kontrolują procesy podziału, wzrostu i różnicowania się komórek, tkanek i organów. Powoduje to sukcesywne przekształcanie się zarodka w siewkę, a następnie siewki w rozwinięty organizm roślinny.

W regulacji rozwoju wegetatywnego roślin wiodącą rolę odgrywają hormony roślinne. Działają one zarówno na poziomie wewnątrz, jak i międzykomórkowym (tkankowym, organowym i organizmalnym). Są też często pośrednikami w działaniu bodźców środowiskowych (światła, temperatury, siły ciążenia, innych). Kierunek i przebieg morfogenezy rośliny zależy w dużej mierze od określonej równowagi stężeń fitohormonów.

Rozwój korzeni, łodyg i liści zależy zarówno od bezwzględnego stężenia hormonów, jak i od stężenia względnego w stosunku do innych hormonów. Strefa wydłużania (wzrostu) korzenia otrzymuje IAA z wierzchołka korzenia. Do starszych części korzenia auksyna jest dostarczana z nadziemnych organów rośliny. Wewnętrzne stężenie auksyny w korzeniu szybko wzrasta i wkrótce osiąga wartości ponadoptymalne. W takiej sytuacji każda dostarczona z zewnątrz ilość IAA wpływa już hamująco na wzrost wydłużeniowy korzenia. Trudno wyjaśnić, dlaczego korzeń ma znacznie większą wrażliwość na działanie auksyn niż pęd. Faktem jednak jest, że stężenia większe od około 10^{-9} mol $\cdot 1^{-1}$ IAA działają na wzrost korzeni hamująco, podczas gdy stymulację wzrostu pędu można uzyskać dopiero po podaniu stosunkowo dużych stężeń auksyny w zakresie od 10^{-7}–10^{-3} mol $\cdot 1^{-1}$.

Korzenie boczne powstają w pewnej odległości od wierzchołka korzenia. Wierzchołek korzenia prawdopodobnie wytwarza substancje hamujące zakładanie korzeni bocznych w jego pobliżu. Funkcję takiego czynnika hamującego może pełnić w pewnych przypadkach giberelina. Gibereliny są wytwarzane przez wierzchołki wzrostu korzeni, a z drugiej strony – mogą hamować ukorzenianie np. siewek fasoli. Hamowanie powstawania korzeni bocznych jest także powodowane przez światło.

W hormonalnej regulacji morfogenezy roślin ważną rolę odgrywa **miejsce syntezy** oraz **transport** tych substancji. Głównym miejscem biosyntezy auksyn są tkanki młode, zwłaszcza rozwijające się liście, znajdujące się w strefie wierzchołka pędu. Auksyny są przekazywane polarnie z pędu ku dołowi, a więc bazypetalnie, natomiast w obrębie korzenia transportowane są akropetalnie,

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

a więc odwrotnie niż w pędzie. Szybkość akropetalnego ruchu auksyn w korzeniu jest zbliżona do szybkości polarnego, skierowanego bazypetalnie, ruchu auksyn w tkankach pędu (ok. 1 cm na godzinę). Gibereliny są syntetyzowane w rozwijających się liściach, korzeniach, nasionach i owocach. Przemieszczają się one swobodnie we wszystkich kierunkach w organizmie rośliny poprzez łyko i drewno. Cytokininy są wytwarzane głównie w korzeniach, a stamtąd transportowane do pędu zarówno przez elementy drewna, jak i łyka. Należy więc przyjąć, że rozmieszczenie i transport fitohormonów mają istotne znaczenie w rozwoju struktury drzewa. Schemat przestrzennego, czasowego, czy też ilościowego rozmieszczenia fitohormonów podlega podwójnej regulacji ze strony genomu i środowiska zewnętrznego. Znaczy to, że fitohormony służą jako ważne czynniki pośredniczące w koordynacji procesów wzrostu i różnicowania.

Fitohormony, przede wszystkim auksyny i gibereliny, kontrolują również tworzenie się struktury pędu. W wyniku dużej intensywności biosyntezy auksyn w strefie wierzchołka pędu oraz dzięki bazypetalnemu charakterowi transportu tych substancji w organizmie rośliny powstaje gradient stężenia auksyny. W pędzie występuje również gradient stężenia giberelin. Najwyższe stężenia giberelin obserwowano w strefie wierzchołkowej. Stwierdzono, że istnieje wyraźna współzależność między szybkością wzrostu poszczególnych stref pędu a stężeniem auksyn, giberelin oraz innych fitohormonów.

Ostateczna długość łodygi zależy zarówno od liczby podziałów w regionach subapikalnych wierzchołka wzrostu, jak i od intensywności wydłużania się komórek. Procesy te regulowane są głównie przez auksyny i gibereliny wytwarzane w młodych liściach. U niektórych roślin drzewiastych usunięcie zawiązków liści podczas wybijania pąków prowadzi do zahamowania wzrostu młodego pędu. Do silnego wydłużania pędów niezbędna jest zwiększona zawartość zarówno auksyn, jak i giberelin. Gibereliny stymulują podziały komórkowe w subapikalnej strefie merystemu oraz wydłużanie się komórek. Aktywne są one jednak tylko w obecności auksyn. Cytokininy mogą hamować to działanie giberelin. Hamująco na wzrost wydłużeniowy łodygi wpływają również etylen i kwas abscysynowy.

Pomiędzy wzrostem wydłużeniowym pędu a jego wzrostem na grubość istnieje korelacja ujemna. Czynniki hamujące wydłużanie pędu (retardanty, kinetyna, etylen, kwas abscysynowy, światło) stymulują równocześnie jego grubienie.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Auksyny i gibereliny wpływają także na podziały komórek kambium i regulują różnicowanie powstających tkanek przewodzących. Wzajemna równowaga stężeń tych substancji prowadzi do tworzenia drewna, gdy przeważają auksyny, a łyka, gdy przeważają gibereliny. Duże stężenia IAA powodują zakładanie drewna wiosennego, a małe stężenia auksyny – tworzenia drewna letniego.

Fitohormony uczestniczą również w kontroli morfogenezy liścia. Auksyna wytwarzana przez młody zawiązek liścia stymuluje powstawanie głównych i bocznych wiązek przewodzących, prowadząc do ukształtowania się charakterystycznego systemu wiązek w liściu. Gibereliny, cytokininy, etylen i kwas abscysynowy uczestniczą w kontroli wzrostu powierzchni zawiązków liścia, a potem w kształtowaniu się blaszki liściowej. Procesy morfogenezy liścia w dużym stopniu zależą także od światła, znajdując się pod kontrolą systemu fitochromowego, który współdziała ściśle z systemem hormonalnym.

Światło wpływa pośrednio – przez działanie troficzne (fotosynteza), oraz bezpośrednio – inicjując zmiany rozwojowe (fotomorfogeneza).

Morfogenetyczny wpływ światła jest bardzo istotny już w przypadku młodych siewek.

Siewka rosnąca w ciemności ma charakterystyczny wygląd **rośliny etiolowanej** (**wypłonionej**), natomiast siewka rosnąca na świetle rozwija się w sposób normalny. Biologiczne znaczenie **etiolacji** jest duże. Charakterystyczny jest dla niej szybki wzrost wydłużeniowy łodygi oraz niedorozwój liści. Roślina jest pozbawiona chlorofilu, dopóki przebywa w ciemności, do wzrostu łodygi wykorzystuje materiały zapasowe. Z chwilą naświetlenia etiolowanej rośliny rozpoczyna się proces dochodzenia do normalności, zwany **deetiolacją**. Następuje więc gwałtowne zahamowanie wzrostu wydłużeniowego łodygi oraz stopniowy rozwój liści, pozwalający z czasem na uruchomienie fotosyntezy. Muszą zatem zachodzić dwa procesy, tzn. reakcja fotochemiczna receptora oraz zmiana funkcjonowania aparatu genetycznego.

Receptorem światła jest układ fitochromowy. Nawet krótkotrwałe naświetlanie etiolowanej siewki światłem białym czy czerwonym prowadzi do powstania w niej formy P_{fr} fitochromu. Powstają dwie populacje fitochromu P_{fr}. **Populacja labilna** ulega szybkiej destrukcji (okres półtrwania 1–2 h), natomiast **populacja stabilna** charakteryzuje się dłuższym okresem trwania. W naświetlonych etiolowanych siewkach dochodzi do ustalenia się określonego **stanu fotostacjonarnego** fitochromu ($\mathbf{P_{fr} : P_{całk.}}$). Stan fotostacjonarny nie jest jednak

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

trwały, ponieważ obie formy fitochromu (P_r i P_{fr}) ulegają szybkim zmianom w czasie, spowodowanym zarówno destrukcją, jak i ciemniową rewersją formy P_{fr} oraz syntezą (przede wszystkim w ciemności) formy P_r. Proces destrukcji fitochromu po naświetleniu etiolowanych siewek jest nieodwracalny, a anormalnie wysoki poziom barwnika występuje tylko i wyłącznie w siewkach etiolowanych. Jednocześnie tylko koleoptyle czy łodygi etiolowanych siewek wykazują anormalnie intensywny wzrost wydłużeniowy. Sugeruje to regulacyjną rolę fitochromu w morfogenezie deetiolowanej rośliny.

Mechanizm działania fitochromu wiąże się tu z regulacją stężenia auksyny oraz zmianą wrażliwości siewek na ten fitohormon. Należy przyjąć, że w siewkach realizowane są dwa – w pewnym stopniu niezależne od siebie – mechanizmy działania fitochromu. Pierwszy realizuje się poprzez regulację wrażliwości tkanek na działanie auksyny. Rośliny etiolowane, niezawierające fitochromu P_{fr} i bardzo intensywnie rosnące, są jednocześnie dużo bardziej wrażliwe na auksynę. Wrażliwość ta zanika po naświetleniu siewek i fotokonwersji fitochromu do P_{fr}. Mechanizm ten kontroluje proces deetiolacji siewek. Drugi mechanizm działania fitochromu odpowiada za wzrost i rozwój roślin w naturalnych warunkach środowiskowych. Opiera się on głównie na funkcjonowaniu stabilnej formy fitochromu P_{fr}. Dochodzi wówczas do kierunkowego uruchomienia systemu hormonalnego i generowania określonych fal hormonalnych.

Pierwsze zetknięcie etiolowanej siewki ze światłem prowadzi więc do fotokonwersji fitochromu. Powstały fitochrom P_{fr} uczestniczy od tego momentu w regulacji procesów morfogenezy siewki. Powoduje on gwałtowne zahamowanie wzrostu wydłużeniowego, rozwój liści oraz związane z tym zjawiska, jak rozwój plastydów, syntezę chlorofilu, karotenoidów, galaktolipidów, antocyjanin itd.

Rośliny w warunkach naturalnych są poddane określonemu fotoperiodowi, a więc długotrwałej ekspozycji na działanie światła powtarzającej się w cyklu dobowym. Światło to różni się w poszczególnych okresach dnia (i sezonu) zawartością czerwieni, dalekiej czerwieni i światła niebieskiego, a więc długościami fal najbardziej wpływającymi na konwersję fitochromu. Prowadzi to do powstania określonego stanu fotostacjonarnego fitochromu, zajścia **reakcji wysokoenergetycznych fitochromu** oraz włączenia się innych układów fotomorfogenetycznych (UV-B i kryptochromu). Tkanki zielone reagują bardzo wyraźnie na jakość i natężenie długotrwale działającego światła. Światło zawierające względnie mało czerwieni w stosunku do dalekiej czerwieni powoduje

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

zmniejszenie zawartości P_{fr} w tkankach, czego konsekwencją jest bardziej intensywny wzrost. Mniejsze natężenie światła powoduje również przyspieszenie wzrostu pędu. Rośliny rosnące w gęstym poszyciu podlegają wpływom światła przefiltrowanego przez liście, o małej zawartości czerwieni, a dużej ilości dalekiej czerwieni. W takich warunkach stan fotostacjonarny fitochromu ($P_{fr} : P_{całk.}$) charakteryzuje się zmniejszonym stężeniem P_{fr}, co jest powodem przyspieszenia wzrostu tych roślin. Zjawisko to występuje na szeroką skalę w warunkach naturalnych u roślin żyjących w zacienieniu.

Przebiegające w drzewie procesy rozwojowe są ze sobą silnie powiązane. Istnieją **korelacje wzrostowo-rozwojowe** między poszczególnymi organami rośliny. Korelacje polegają na hamowaniu (inhibicji) bądź stymulowaniu procesów rozwojowych innego organu.

Inhibicja korelacyjna pojawia się, gdy wzrost jednego organu ogranicza wzrost i rozwój organu drugiego, usunięcie bądź uszkodzenie organu hamującego (dominującego) wywołuje intensywny rozwój organu podporządkowanego. Zjawisko to występuje wyraźnie w tzw. **dominacji wierzchołkowej**, gdzie intensywnie rosnący pąk szczytowy pędu (korzeń główny) hamuje rozwój pąków (korzeni) bocznych.

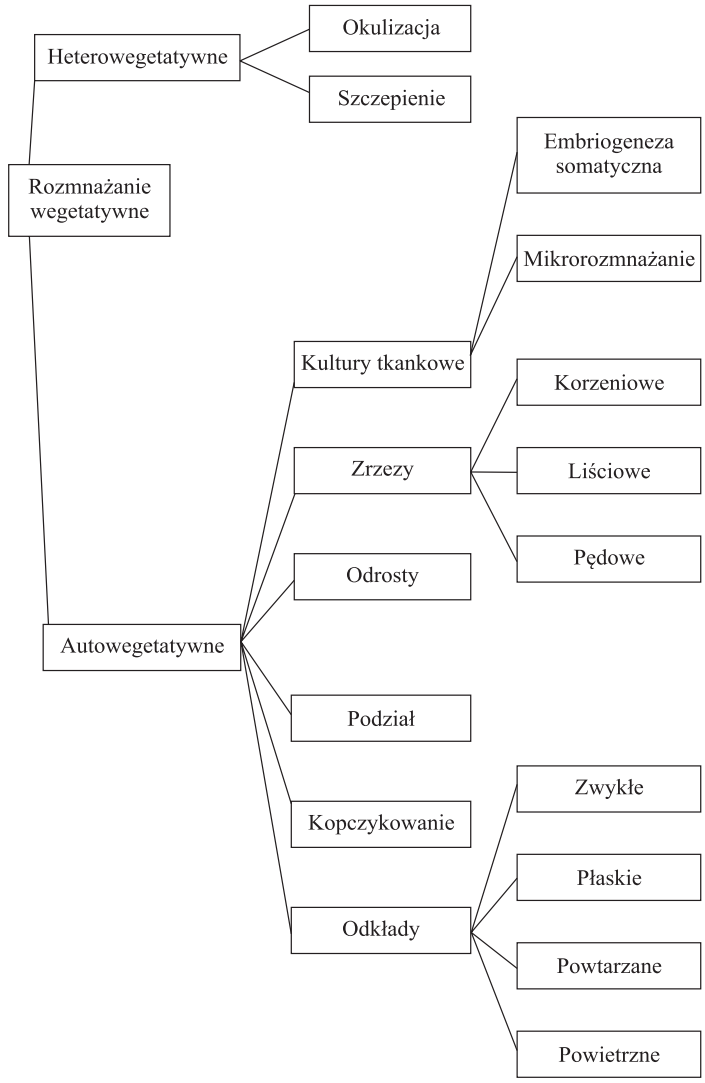
Stymulacja korelacyjna występuje, gdy np. silny rozwój korzeni prowadzi do bujnego rozwoju części nadziemnej rośliny. Korzeń dostarcza do pędu dużych ilości składników mineralnych, wody oraz fitohormonów. Pęd w zamian dostarcza do korzeni asymilaty, witaminy, fitohormony oraz inne potrzebne metabolity. Korelacje rozwojowe występują w różnicowaniu się tkanek i organogenezie, grawimorfizmie, rozwoju rozłogów, ruchach wzrostowych, zrzucaniu liści i owoców oraz w wielu innych procesach. Zjawiska korelacyjne są przejawem integracji procesów wzrostowo-rozwojowych w roślinie.

Niektóre drzewa w okresie młodocianego rozwoju wegetatywnego swych organów charakteryzują się zdolnością do **rozmnażania wegetatywnego**, tzn. odtwarzania nowych osobników z fragmentów rośliny macierzystej bez pośrednictwa procesu generatywnego (zygoty). U podstaw tego procesu leżą zjawiska **regeneracji**, które są charakterystyczną cechą organizmów roślinnych. Źródłem zdolności regeneracyjnych jest **totipotencja** komórek roślinnych, a więc obecność w każdej żywej komórce pełnej informacji genetycznej o rozwoju danego gatunku rośliny. Regeneracja polega zatem na uaktywnieniu tej grupy genów, które odpowiadają za procesy różnicowania.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

5.2.3. Rozmnażanie wegetatywne

Rozmnażanie wegetatywne roślin polega na klonowaniu, czyli produkcji osobników o jednakowym genotypie całej rośliny (rozmnażanie autowegetatywne) lub tylko części nadziemnej (rozmnażanie heterowegetatywne, na podkładkach). Istnieją zatem różne sposoby wegetatywnego rozmnażania (rys. 119).



Rys. 119. Sposoby rozmnażania wegetatywnego

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Rozmnażanie wegetatywne drzew leśnych jest stosowane w celu produkcji materiału sadzeniowego przy niedostatku bądź niecelowości używania nasion. Chodzi także o produkcję jednolitego genetycznie, o wysokich walorach użytkowych, materiału do potrzeb zarówno praktycznych, jak i badawczych. Wykorzystuje się do tych celów wyselekcjonowane drzewa najbardziej wartościowe. Drzewa i krzewy najczęściej rozmnaża się wegetatywne przez sadzonki zdrewniałe bezlistne (wierzba, topola, porzeczka) lub sadzonki korzeniowe.

W wyniku rozmnażania heterowegetatywnego otrzymuje się roślinę potomną zestawioną z co najmniej dwóch różnych genetycznie komponentów. Stosowane są różne techniki szczepienia i okulizacji. Natomiast rozmnażanie autowegetatywne (zrzezy, odrosty, odkłady, kultury tkankowe) prowadzi do uzyskania roślin potomnych jednolitych genetycznie.

Nie wszystkie drzewa leśne dają się łatwo rozmnażać wegetatywnie. Sadzonki wielu z nich wymagają specjalnych zabiegów hormonalnych pobudzających procesy regeneracji, zwłaszcza korzeni. Zdolności regeneracyjne są cechą gatunkową, często wręcz odmianową, i uzależnione są także od stanu fizjologicznego rośliny (zwłaszcza uwodnienia). Stosowanie regulatorów wzrostu, szczególnie auksyn, stymuluje ukorzenianie nawet opornych w tym względzie sadzonek drzew iglastych (cis, świerk, jodła, sosna).

Wraz z rozwojem biotechnologii coraz większe znaczenie ma mikrorozmnażanie. Najszerzej rozpowszechnioną metodą jest otrzymywanie sadzonek przez kultury merystemów. Mikrorozmnażanie wymaga odróżnicowania i regeneracji całego organizmu z wyizolowanych tkanek. Największą zdolność do regeneracji mają rośliny we wczesnych stadiach rozwojowych. Mikrorozmnażanie niektórych drzew, np. iglastych, jest trudne, a główną barierą są trudności z rejuwenalizacją, czyli odróżnicowaniem tkanki zdrewniałej do zielnej.

Po zaszczepieniu lub ukorzenieniu pędy wielu roślin drzewiastych zachowują cechy charakterystyczne dla rośliny wyjściowej. Duże znaczenie ma zatem odpowiedni dobór materiału do rozmnażania wegetatywnego.

W sadzonkach korzeniowych drzew korzenie powstają z miękiszu promieni rdzeniowych lub z okolnicy (perycyklu). Inicjacja zawiązków korzeniowych może nastąpić bezpośrednio z tkanek merystematycznych lub pośrednio przez wytworzenie kalusa w wyniku odróżnicowania tkanek stałych. Ten ostatni sposób występuje u sadzonek zdrewniałych, które mają pierścień sklerenchymy, uniemożliwiający rozwój korzeni wewnątrz pędu. W sadzonkach pędowych

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

rozwój korzeni następuje z zawiązków już istniejących w pędzie lub w wyniku ich wytworzenia z kambium międzywiązkowego bądź z komórek promieni rdzeniowych.

Rozmnażanie wegetatywne pozwala na szybkie uzyskanie materiału nasadzeniowego. U drzew leśnych takie rozmnażanie ma szczególne znaczenie ze względu na wydłużony okres wejścia tych roślin w stan dojrzałości generatywnej oraz pogarszanie się wraz z wiekiem ich zdolności rozwojowych. Umożliwia też rozmnażanie nowych form roślin uzyskanych na drodze krzyżowania.

W rozmnażaniu wegetatywnym roślin duże znaczenie ma też zjawisko biegunowości. Fragment rośliny (sadzonka), niezależnie od położenia, zawsze wytworzy korzenie na biegunie morfologicznie dolnym, a pędy na biegunie morfologicznie górnym. Uwzględnienie tego faktu, np. przy szczepieniach, ma podstawowe znaczenie dla skuteczności rozmnażania.

5.3. Rozwój generatywny drzew

Roślina, będąc w okresie rozwoju wegetatywnego, nabywa z czasem gotowości do kwitnienia. Wiąże się to z osiągnięciem przez roślinę zaawansowanego stanu rozwoju wegetatywnego oraz z uzyskaniem zdolności do tworzenia poza wierzchołkami wzrostu określonych induktorów (sygnałów) kwitnienia. Sygnały te przemieszczają się w roślinie i docierają do wierzchołków wzrostu, indukując powstawanie kwiatów. Jest to wynikiem uruchomienia aktywności specyficznych genów kwitnienia. Kwitnienie rozpoczyna zatem proces morfogenezy generatywnej, który prowadzi do powstania gamet, zapylenia, zapłodnienia, zygoty, nasion i owoców (rośliny okrytonasienne).

U roślin funkcjonują różne drogi wchodzenia w fazę rozwoju generatywnego. Rośliny strefy równikowej, gdzie nie występują zmiany dobowe długości dnia ani duże zmiany temperaturowe, przechodzą w stan gotowości do kwitnienia pod wpływem czynników natury wewnętrznej. Rośliny strefy klimatu umiarkowanego są natomiast, z reguły, uzależnione od czynników środowiskowych, zwłaszcza sezonowych zmian długości dnia i nocy oraz temperatury. Kwitnienie jest u roślin nasiennych procesem decydującym o ciągłości i przetrwaniu gatunku, musi zatem zachodzić w najbardziej korzystnym okresie. W niesprzyjających warunkach oświetlenia czy temperatury rośliny te pozostają wegetatywne.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Najbardziej ogólnie wszystkie rośliny nasienne można podzielić na trzy grupy, biorąc pod uwagę mechanizmy ich wejścia w stan kwitnienia:

1) autonomiczne (neutralne),
2) kwitnące pod wpływem określonego fotoperiodu (długiego bądź krótkiego),
3) kwitnące pod wpływem obniżonej temperatury (wernalizacja).

Rośliny dzielą się także na roczne, dwuletnie i wieloletnie. Roczne, dwuletnie i niektóre wieloletnie (np. agawa, bambusy) są roślinami monokarpicznymi, tzn. zakwitają tylko jeden raz, po czym obumierają. Natomiast drzewa są roślinami polikarpicznymi, tzn. zakwitają i wytwarzają nasiona wielokrotnie.

Istnienie wielu dróg wchodzenia roślin w fazę generatywną powoduje, że nie ma jednego uniwersalnego mechanizmu kwitnienia. Wytwarzanie kwiatów jest procesem wieloetapowym, realizowanym na różnych poziomach organizacji biologicznej rośliny. Znajduje się pod kontrolą genetyczną, hormonalną i środowiskową. U wielu roślin wyróżnić można trzy zasadnicze fazy (etapy) kwitnienia (rys. 120):

1) indukcję (w liściu),
2) ewokację,
3) dyferencjację kwiatu (w wierzchołku wzrostu pędu).

U roślin **autonomicznych** (kwitnących bez względu na aktualne warunki świetlne i termiczne) nie ma wyraźnej fazy indukcji. U roślin wrażliwych na warunki środowiskowe faza indukcji (świetlnej bądź termicznej) jest dla kwitnienia niezbędna. Niektóre rośliny wymagają zarówno indukcji termicznej, jak i świetlnej. Rośliny autonomiczne (neutralne) zakwitają w wyniku osiągnięcia przez nie stanu dojrzałości (gotowości do kwitnienia). Uruchomione zostają wtedy molekularne i fizjologiczne mechanizmy prowadzące do wytworzenia kwiatów.

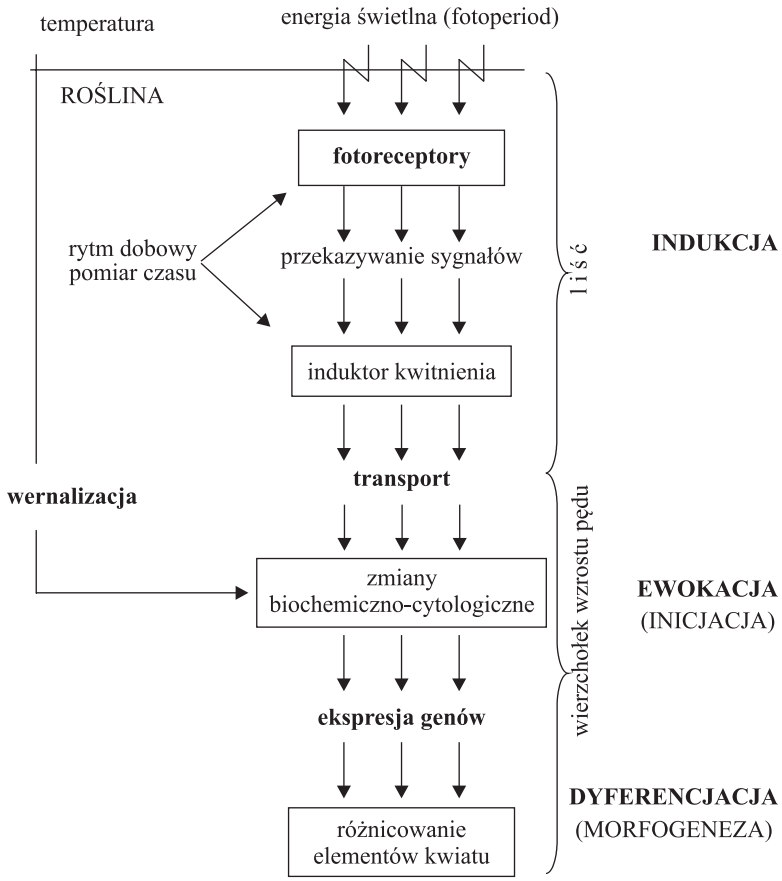
Świetlna indukcja kwitnienia wiąże się ze zjawiskiem fotoperiodyzmu. **Fotoperiodyzm** jest reakcją rośliny na czas trwania i periodyczne następstwo okresów światła i ciemności w 24-godzinnych cyklach dobowych. Fotoperiodyczna indukcja kwitnienia związana jest zatem z długością fazy jasnej (dzień) i ciemnej (noc) w cyklu dobowym. Wyróżnić można kilka grup fotoperiodycznych:

1) **rośliny dnia krótkiego**, kwitnące, gdy w cyklu dobowym przeważa faza ciemna,
2) **rośliny dnia długiego**, kwitnące, gdy przeważa faza jasna,

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

3) rośliny dnia **krótkiego-długiego** i **długiego-krótkiego**, kwitnące po ekspozycji na dzień krótki i długi w odpowiedniej kolejności,
4) **rośliny neutralne**, kwitnące niezależnie od jakości fotoperiodu.

Przystosowania fotoperiodyczne i związana z tym indukcja kwitnienia powodują, że pewne rośliny kwitną na wiosnę, inne w pełni lata, a jeszcze inne jesienią.



Rys. 120. Fazy kwitnienia roślin

Indukcja fotoperiodyczna polega na percepcji przez liście rośliny dnia długiego bądź krótkiego właściwego dla niej fotoperiodu, co zachodzi przy udziale fotoreceptorów (fitochromy, kryptochromy) i uruchamia zegar biologiczny oraz ciągi kierunkowych reakcji metabolicznych. Prowadzi to do eks-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

presji aktywności określonych genów w liściu oraz powstania tzw. induktora (sygnału) kwitnienia, który przemieszcza się floemem do wierzchołka wzrostu. Wierzchołek wzrostu, po dotarciu induktora, wchodzi w fazę ewokacji, a następnie dyferencjacji (morfogenezy) kwiatu. Uruchomione zostają geny kwiatowe kontrolujące morfogenezę kwiatu.

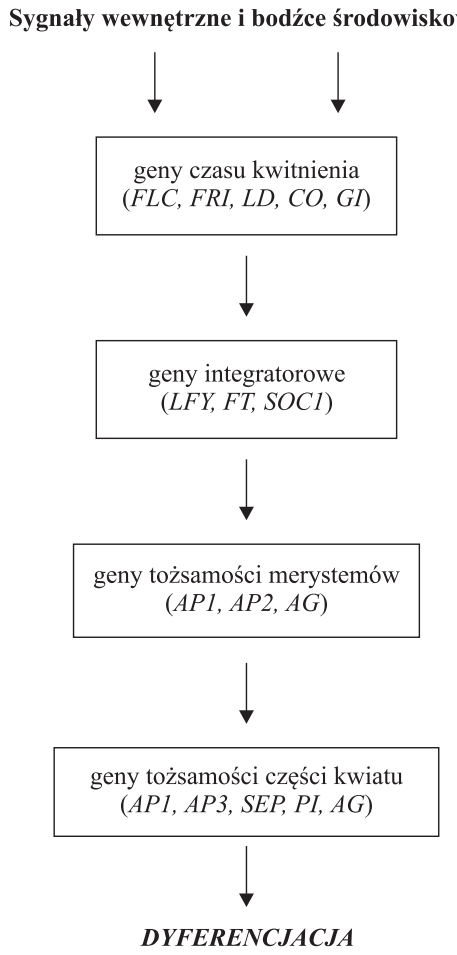
Indukcja termiczna (wernalizacja, jaryzacja) to indukcyjne działanie obniżonej temperatury na tworzenie się kwiatów u niektórych roślin. Temperatury indukujące kwitnienie mieszczą się w zakresie 0–10°C. Długość okresu wernalizacji jest specyficzna gatunkowo i wynosi zazwyczaj od kilkunastu do kilkudziesięciu dni. Miejscem percepcji bodźca termicznego jest zarodek w nasionach lub merystem wierzchołkowy pędu. W wyniku indukcji termicznej dochodzi do przemian metabolicznych i hormonalnych oraz uruchomienia ekspresji odpowiednich genów kwiatowych w wierzchołku wzrostu. Zaczynają się wtedy tworzyć struktury generatywne w postaci poszczególnych elementów kwiatu.

5.3.1. Mechanizmy kwitnienia

Wszystkie fazy kwitnienia (indukcja, ewokacja i dyferencjacja) znajdują się pod kontrolą genetyczną. Najwcześniejsze etapy formowania kwiatu są zależne od **genów czasu kwitnienia**, które uruchamiają kaskadową aktywację innych genów, takich jak **geny tożsamości merystemów** oraz **geny tożsamości elementów (części) kwiatu** (rys. 121). Te ostatnie warunkują powstanie słupka, pręcików, działek kielicha i płatków korony.

Badania molekularne mechanizmów kwitnienia pozwoliły opisać u modelowej rośliny *Arabidopsis thaliana*, a także niektórych innych roślin, cztery zasadnicze drogi (szlaki) kwitnieniowe: **fotoperiodyczny**, **wernalizacyjny**, **autonomiczny** oraz **hormonalny** (rys. 122). U podstaw funkcjonowania wszystkich dróg kwitnieniowych leży modulacja aktywności poszczególnych grup genów kwitnienia, czego skutkiem są zmiany w ekspresji **genów integratorowych**, które odgrywają zasadniczą rolę i są wspólne dla poszczególnych dróg prowadzących do zakwitania. Najistotniejsza jest kontrola transkrypcji trzech głównych genów integratorów: ***FT*** (*FLOWERING LOCUS T*), ***SOC1*** (*SUPRESSOR OF OVEXPRESION OF CO1*) i ***LFY*** (*LEAFY*), determinujących wzorzec różnicowania wierzchołka wzrostu. W dwóch szlakach – wernalizacyj-

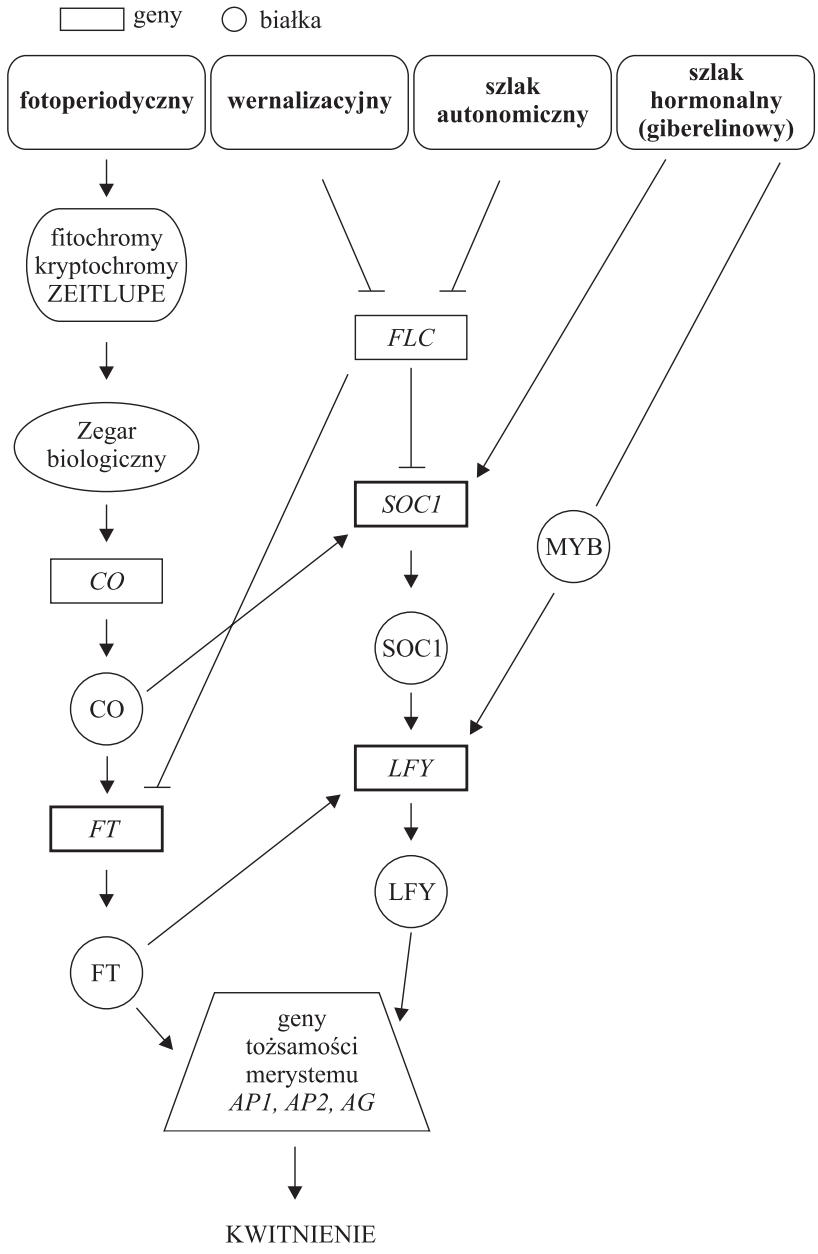
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 121. Kaskadowa aktywacja genów kontrolujących kwitnienie. Skróty nazw genów: *FLC* – *FLOWERING LOCUS C, FRI* – *FRIGIDA*, *LD* – *LUMINIDEPENDENS*, *CO* – *CONSTANS*, *LFY* – *LEAFY*, *FT* – *FLOWERING LOCUS T*, *SOC1* – *SUPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO1, AP1,2,3* – *APETALA 1,2,3*, *AG* – *AGAMOUS*, *SEP* – *SEPALLATA*, *PI* – *PISTILLATA*, *GI* – *GIGANTEA*

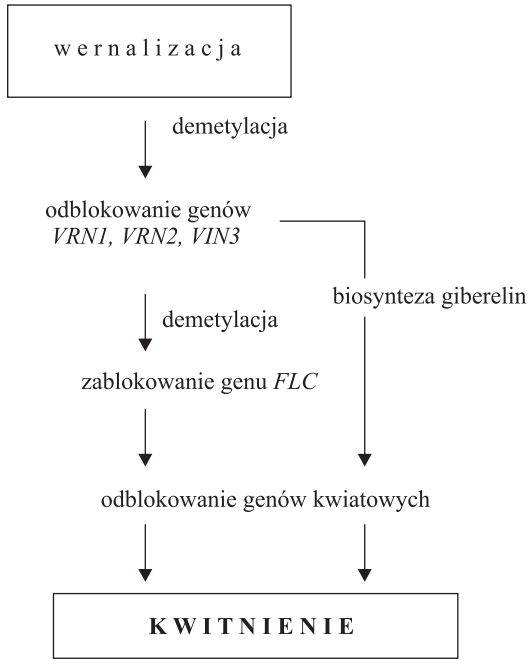
nym i autonomicznym, podstawową rolę odgrywa także gen ***FLC*** (*FLOWERING LOCUS C*), kodujący powstanie białka hamującego kwitnienie. Zablokowanie genu *FLC* prowadzi do uruchomienia genów integratorowych *SOC1* i *FT*, czego konsekwencją jest wernalizacyjne wytworzenie kwiatów (rys. 123).

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 122. Szlaki metaboliczne kontrolujące kwitnienie (zaznaczono wpływ genów na aktywność innych: strzałki – stymulacja, tępo zakończone odcinki – hamowanie). Skróty nazw genów jak na rys. 121

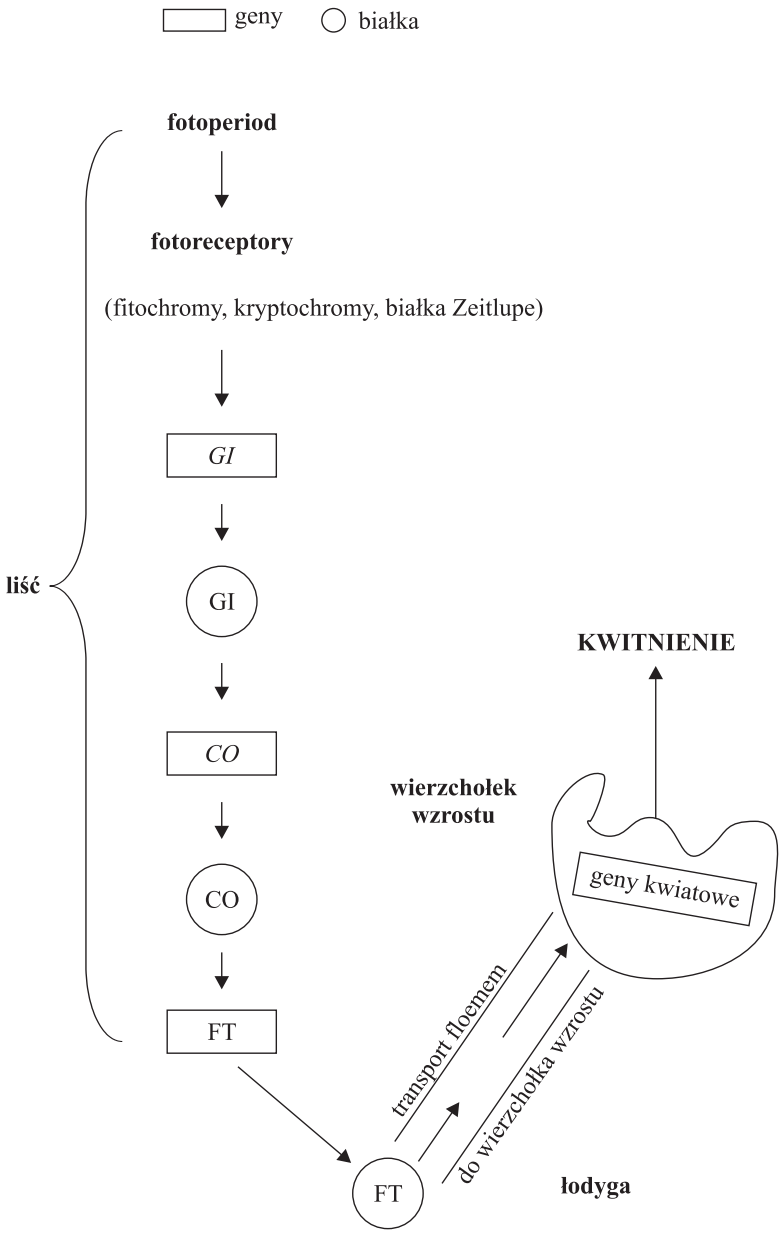
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 123. Genetyczna i hormonalna kontrola wernalizacji. *FLC* – gen, którego produkt białkowy (FLC) jest represorem kwitnienia. Nazwy genów: *VRN1,2 – VERNALIZATION 1,2*, *VIN3 – VERNALIZATION INSENSITIVE 3*, *FLC – FLOWERING LOCUS C*

W szlaku fotoperiodycznym bardzo ważnym zdarzeniem jest powstanie oraz transport induktora (sygnału) kwitnienia (rys. 124). Problem ten od kilkudziesięciu już lat był w centrum zainteresowania. Pierwszą hipotezę, że jest to hormon kwitnienia – florigen – postawił Czajłachian w 1936 roku. Nigdy jednak hormonu takiego u roślin nie znaleziono. Dopiero badania molekularne wskazały na naturę mobilnego induktora powstającego pod wpływem odpowiedniego fotoperiodu w liściach i przemieszczającego się do wierzchołka wzrostu pędu. Okazało się, że w szlaku fotoperiodycznym ważną rolę odgrywają geny ***GI*** (*GIGANTEA*), ***CO*** (*CONSTANS*) oraz kodowane przez nie białka. Białko GI pośredniczy między oscylatorem zegara biologicznego a genem *CO*. Ekspresja genu *CO* zachodzi w komórkach towarzyszących floemu w liściach. Powstałe białko CO aktywuje ważny gen integratorowy *FT*. Miejscem pierwotnej ekspresji tego genu są także komórki towarzyszące w wiązkach

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 124. Powstanie i transport induktora (sygnału) kwitnienia (białko FT) z liścia do wierzchołka wzrostu pędu. Skróty nazw genów jak na rys. 121

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

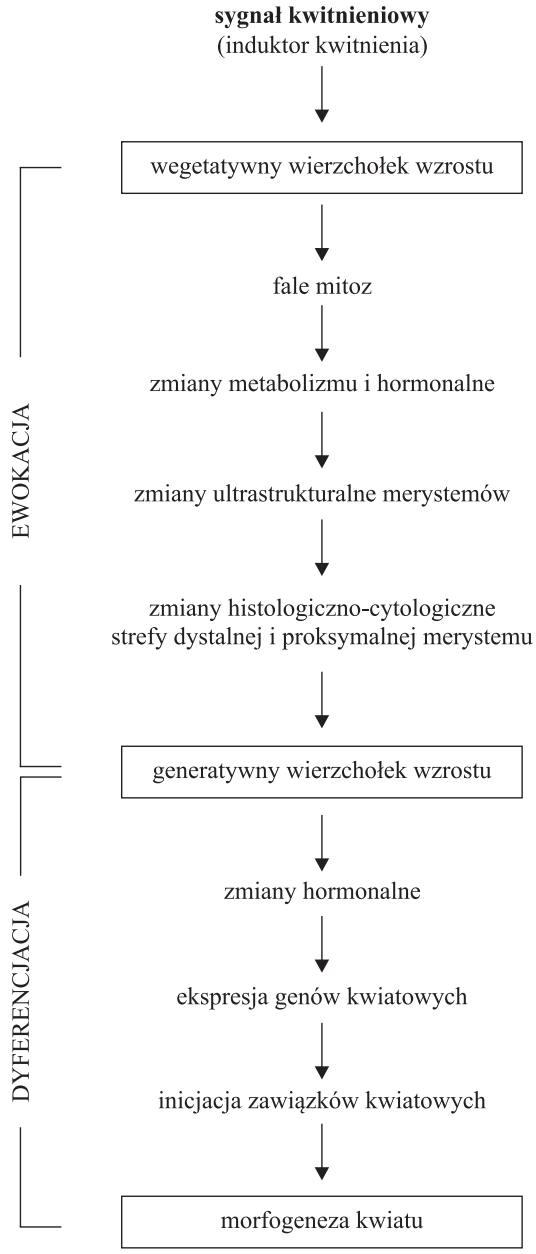
przewodzących (floemie) w liściach. Jest to miejsce, w którym dochodzi do bezpośredniej aktywacji genu *FT* przez białko CO. Powstaje wtedy transkrypt (mRNA FT) oraz białko FT, które transportowane jest z liścia do wierzchołka wzrostu. Zatem właśnie **białko FT**, a nie jakiś hipotetyczny hormon kwitnienia jest mobilnym induktorem (sygnałem), poszukiwanym od lat mitycznym florigenem, niosącym informację z liścia do wierzchołka wzrostu o zaistnieniu stanu indukcji kwitnienia.

Szlak hormonalny dotyczy przede wszystkim giberelin, które są aktywne w procesach fotoperiodycznej i termicznej indukcji kwitnienia, głównie u roślin dnia długiego. Gibereliny, jako jedyne znane fitohormony, są w stanie zastąpić działanie pozostałych szlaków indukcyjnych, w tym także działanie fotoperiodu i obniżonej temperatury (wernalizacja) u roślin dnia długiego. Inne grupy znanych fitohormonów w różny sposób uczestniczą w regulacji indukcji kwitnienia, jednak ich rola wydaje się w tym procesie drugorzędna. Fitohormony odgrywają natomiast ważną rolę w następnych fazach (etapach) kwitnienia, jakimi są ewokacja i dyferencjacja (morfogeneza) kwiatu w wierzchołku wzrostu.

Ewokacja następuje po dotarciu do wierzchołka wzrostu induktora kwitnienia. Są to zmiany metaboliczne i histologiczne w wierzchołku wzrostu pędu, prowadzące do przekształcenia merystemu wegetatywnego w generatywny. Są one niezbędnym etapem wstępnym do następującej potem dyferencjacji elementów kwiatowych. Ewokacja rozpoczyna się nasileniem aktywności mitotycznej, wzrostem zawartości DNA i białek histonowych, zmianami hormonalnymi i histologiczno-cytologicznymi (rys. 125). Wiedzie to do inicjacji zawiązków kwiatowych i morfogenezy kwiatu. Za powstawanie poszczególnych części kwiatu (działek kielicha, płatków korony, słupków, pręcików) w merystemach wierzchołkowych odpowiada ekspresja genów tożsamości części kwiatu opisana u *Arabidopsis thaliana* jako model ABCE (rys. 126). Działki kielicha powstają na skutek aktywności genów *AP1* (*APETALA1*) i *SEP* (*SEPALLATA*), płatki korony – genów *AP3* (*APETALA3*), *PI* (*PISTILLATA*), *SEP* i *AP1*, pręciki – genów *AP3*, *PI*, *SEP* i *AG* (*AGAMOUS*) oraz słupki – genów *AG* i *SEP*.

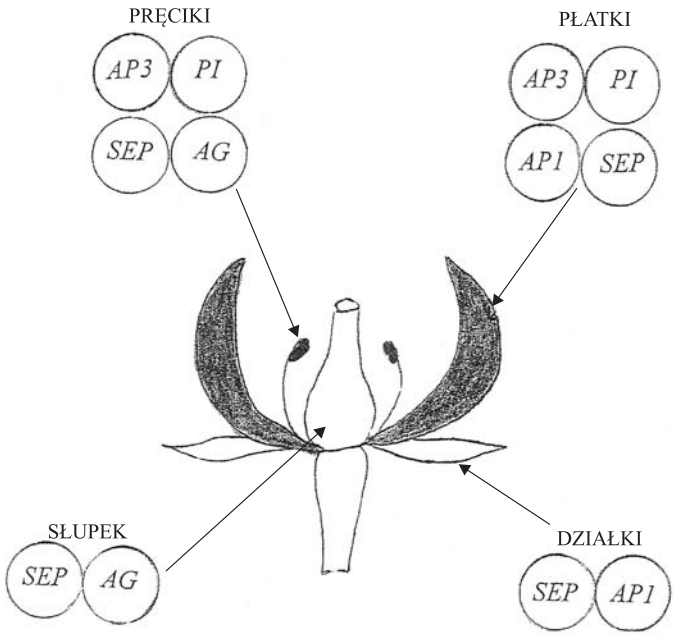
Oprócz genów istotną rolę w dyferencjacji kwiatu odgrywają fitohormony. Auksyny stymulują rozwój słupka, gibereliny zaś rozwój pręcików. Także inne substancje hormonalne uczestniczą w modulacji płci tworzących się kwiatów.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 125. Ewokacja i dyferencjacja kwiatu w wierzchołku wzrostu pędu

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 126. Geny zaangażowane w morfogenezę poszczególnych elementów kwiatu. Nazwy genów w tekście

W pełni ukształtowanym kwiecie zachodzą procesy mikro- i megasporogenezy, które wiodą do wytworzenia się komórek generatywnych. Komórki generatywne uczestniczą następnie w procesach zapylenia, zapłodnienia (zygota) oraz wykształcenia się nasienia i owocu. Rozwój nasienia i owocu jest złożonym ciągiem procesów metabolicznych znajdujących się pod kontrolą układu genetycznego, hormonalnego oraz czynników środowiskowych.

Rośliny drzewiaste są roślinami zarówno autonomicznymi, jak i polikarpicznymi. U drzew szczególnego znaczenia nabiera zagadnienie „dojrzałości do kwitnienia". Dwa główne czynniki środowiskowe – fotoperiod i temperatura – wywierają oczywiście ogólny wpływ na procesy rozwojowe drzew, jednak nie są czynnikami wyłącznie i bezpośrednio powodującymi indukcję kwitnienia. U roślin drzewiastych dominują czynniki natury wewnętrznej, warunkujące uzyskanie stanu dojrzałości do kwitnienia. Stan dojrzałości do kwitnienia u roślin drzewiastych wiąże się z osiągnięciem określonego wieku, co jest związane z pewnym, zaawansowanym stopniem rozwoju wegetatywnego. Drzewa

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

i krzewy są poza tym roślinami, u których inicjacja generatywna (powstanie zawiązków kwiatowych) jest często oddzielona od momentu morfogenezy kwiatu okresem spoczynkowym. U roślin tych istnieje zatem rozdzielenie czasowe indukcji kwitnienia od dyferencjacji (morfogenezy) kwiatu, a następnie tworzenia nasion. Na przykład u sosny okres od indukcji żeńskiego kwiatu do wytworzenia nasienia trwa około trzech lat. W pierwszym roku inicjują się zawiązki kwiatów i rozwija się megasporofil. W drugim roku następuje morfogeneza kwiatu, zapylenie i mejoza w komórkach macierzystych megaspor. Dopiero w trzecim roku tworzą się rodnie i dochodzi do zapłodnienia i wytworzenia nasion. Cykl rozwojowy kwiatów męskich u sosny trwa dwa lata. W pierwszym roku powstają zawiązki kwiatowe i rozwijają mikrosporofile, natomiast w drugim roku następuje mejoza w komórkach macierzystych pyłku, formowanie się ziaren pyłku oraz pylenie.

Mechanizmy kwitnienia u roślin drzewiastych są niewątpliwie dużo bardziej złożone niż u roślin zielnych. Istnieją ponadto oczywiste trudności techniczne w badaniu tych mechanizmów u wieloletnich drzew.

Z drugiej strony jednak nie ma wątpliwości, że podstawowe mechanizmy kwitnienia są wspólne dla wszystkich roślin. Faza generatywna jest rezultatem procesów, które odbyły się w fazie rozwoju wegetatywnego i im bardziej rozwój wegetatywny jest zaawansowany, tym szybciej roślina jest zdolna wytworzyć kwiaty.

U roślin drzewiastych szczególnego znaczenia nabiera zależność między zdolnością do zakwitania a wiekiem, czyli określonym stadium rozwojowym. Szczególnie długi okres rozwoju wegetatywnego występuje u drzew. Wiele drzew nie kwitnie przed upływem przynajmniej dziesięciu lat, przy czym często fazę „młodocianą" charakteryzuje, obok niezdolności do kwitnienia, także inny pokrój rośliny oraz inny kształt liści niż w fazie dojrzałej. Podobne jednak zjawiska, choć trwające znacznie krócej, obserwuje się również u roślin zielnych. Tak więc rozwój wszystkich roślin zachodzi jako kolejno po sobie następujące fazy, z których każda wymaga specyficznego układu metabolicznego oraz określonych warunków środowiskowych. Sosna w zwartym drzewostanie kwitnie około 40 roku życia, natomiast na stanowiskach otwartych kwiaty może wytworzyć już kilkuletnia roślina.

U roślin drzewiastych szczególnego znaczenia nabiera więc zagadnienie „dojrzałości do kwitnienia". Dwa główne czynniki środowiska – fotoperiod

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

i temperatura – od których bezpośrednio zależy kwitnienie większości roślin zielnych – wywierają oczywiście wpływ także na rośliny drzewiaste, podobny jest również mechanizm ich działania, u drzew dominuje jednak czynnik natury wewnętrznej, warunkujący osiągnięcie dojrzałości do kwitnienia.

Rośliny drzewiaste, podobnie jak zielne, przechodzą te same fazy rozwoju: juwenilną, dojrzałości wegetatywnej oraz generatywną. Podlegają także podobnym procesom morfogenetycznym polegającym na zmianach molekularnych, metabolicznych, anatomicznych i morfologicznych. W przypadku wieloletnich drzew są one jednak bardzo rozciągnięte w czasie. Najważniejsza z punktu widzenia mechanizmów ontogenezy roślin jest kontrola przejścia pomiędzy kolejnymi fazami rozwojowymi. Niezwykle istotne jest to w przypadku drzew, które w czasie trwania określonych faz, w każdym sezonie wegetacyjnym, poddawane są działaniu wielu czynników abiotycznych i biotycznych mogących całkowicie zmieniać wzorce rozwojowe. Właściwy etap ontogenezy gwarantuje prawidłowy przebieg wszystkich procesów, zapewniając przeżycie osobnikowi oraz sukces reprodukcyjny populacji czy gatunku.

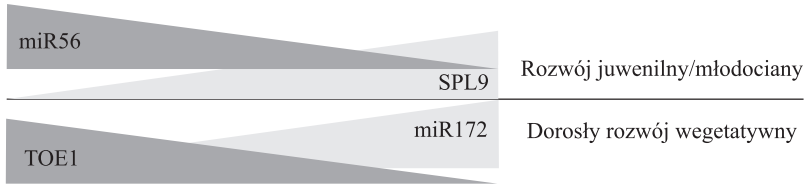
Na podstawie badań prowadzonych na *Arabidopsis thaliana* i *Zea mays* poznano podstawy molekularne przemian regulujących przejście rośliny z fazy rozwoju młodocianego do dorosłego rozwoju wegetatywnego. Kluczową rolę odgrywają w nich dwa rodzaje mikro RNA, miR156 oraz miR172, wraz z kontrolowanymi przez nie czynnikami transkrypcyjnymi.

miRNA został stosunkowo niedawno opisany jako klasa niekodujących niskocząsteczkowych RNA, pełniących w komórkach organizmów eukariotycznych funkcje regulatorowe. Ten rodzaj małych RNA zapisany jest w genomie. Rozmieszczenie tych jednostek transkrypcyjnych może być bardzo różne. Odnajduje się je wewnątrz genów kodujących peptydy, zarówno w części kodującej (eksonach), jak i w intronach. Mogą występować także niezależnie w sekwencjach międzygenowych. Z lokalizacją związane są także modele regulacji transkrypcji tych genów. Mogą one podlegać transkrypcji zależnej od promotorów genów, w obrębie których się znajdują, lub eksprymowane są całkowicie niezależnie pod kontrolą własnych promotorów. Powstające komplementarne do DNA sekwencje są poddawane skomplikowanej obróbce, w wyniku której powstają 21–25-nukleotydowe fragmenty RNA. Te kodowane na matrycy genów miR cząsteczki RNA są formą końcową i efektorową genu. W znakomitej większości przypadków aktywne są w cytoplazmie, w kompleksach rybonu-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

kleoproteinowych RISK z białkami rodziny ARGONAUT. To miRNA decyduje, na zasadzie komplementarności, o wiązaniu się kompleksu RISK z docelowym mRNA. Zgodność sekwencji nukleotydowej jest specyficznym sposobem identyfikacji transkryptów genów kodujących peptydy. W konsekwencji rozpoznanie mRNA prowadzi do jego degradacji lub do fizycznego zahamowania translacji. W każdym przypadku, pomimo prawidłowego przebiegu transkrypcji i obróbki mRNA genu docelowego, nie powstaje funkcjonalny peptyd. Jest to jeden z podstawowych mechanizmów kontroli ekspresji genów.

Pomiędzy miRNA oraz docelowymi dla nich genami istnieje specyficzna zależność. Wykazano, że miR156 i miR172 charakteryzują się przeciwstawną aktywnością (rys. 127). W okresie młodocianym przeważa ten pierwszy, ale jego aktywność w miarę upływu czasu spada. Docelowe dla aktywności miR156 są transkrypty genów należących do rodziny *SPL* (***S****QUAMOSA* ***P****ROMOTOR BINDING PROTEIN-****L****IKE*). Wynikiem zmniejszenia aktywności miRNA jest stopniowy wzrost efektywności czynników transkrypcyjnych kodowanych przez wspomniane powyżej geny. Jednym z nich jest SPL9, który jest białkiem pozytywnie regulującym ekspresję genu miR172. Pod wpływem działania tego czynnika transkrypcyjnego wzrasta liczba funkcjonalnych cząsteczek miR172, które hamują translację genów podobnych do *AP2*, takich jak np. *TOE1*, *SMZ* czy *SNZ*. Kodowane przez nie czynniki transkrypcyjne są inhibitorami ekspresji kluczowego dla kwitnienia genu *FT*.

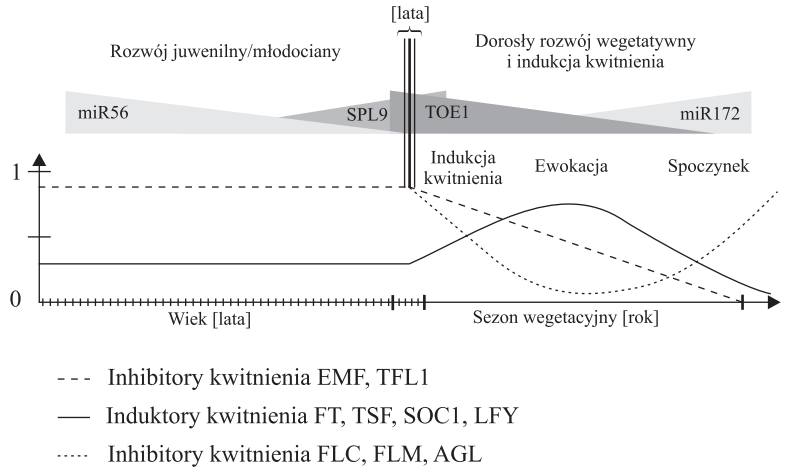


Rys. 127. Wpływ poziomu ekspresji genów *miR56* i *miR172* oraz genów docelowych *SPL9* i *TOE1* na determinację fazy rozwoju drzew (schemat)

Nadekspresja miR156 powoduje wyraźne opóźnienie przejścia, zarówno z fazy rozwoju młodocianego do dorosłego rozwoju wegetatywnego, jak i następnie do fazy reprodukcyjnej. Nadekspresja *TOE1* opóźnia wejście rośliny w fazę dorosłego rozwoju wegetatywnego.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Analogiczny schemat kontroli przejścia z fazy juwenilnej do fazy dojrzałego rozwoju wegetatywnego zaobserwowano u drzew. Prowadzone badania potwierdziły udział w podstawowych przemianach zarówno cząsteczek miRNA homologicznych do miR156 oraz miR172, jak i odpowiednich czynników transkrypcyjnych należących do rodzin SPL i AP2-like (rys. 128).



Rys. 128. Wpływ poziomu ekspresji genów *miR56* i *miR172* oraz genów docelowych *SPL9* i *TOE1* na determinację fazy rozwoju drzew oraz zależności ilościowe między czynnikami stymulującymi (induktory) i hamującymi (inhibitory) kwitnienie

Współdziałanie regulatorowych cząsteczek RNA oraz czynników transkrypcyjnych podobnych do SPL oraz AP2-Like (TOE1) może u drzew, podobnie jak u roślin zielnych, bardzo precyzyjnie wyznaczać czas gotowości do kwitnienia. Jest to pierwszy z etapów inicjacji rozwoju generatywnego u drzew. Drugim etapem jest zależna od wielu czynników (fotoperiod, temperatura, gospodarka hormonalna, metabolizm podstawowy) aktywacja genów specyficznych dla przebiegu podstawowych szlaków inicjacji kwitnienia. Rolą tych genów jest odpowiedź na specyficzne czynniki endo- czy egzogenne oraz kontrola poszczególnych etapów przemian.

Znaczna część genów odpowiedzialnych za kwitnienie u roślin zielnych opisana została także u drzew. Wykazano obecność podstawowych genów, jak *CO* czy *FT*, zarówno u drzew szpilkowych (świerk, sosna), jak i liściastych

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

(topola, jabłoń). Można przypuszczać, że funkcjonują także elementy szlaku autonomicznego i wernalizacyjnego. Wyniki badań prowadzonych na drzewach pokazują także, jak istotna dla ich rozwoju jest homeostaza hormonalna. Wielokrotnie wskazywano na ważną rolę giberelin w przejściu do fazy generatywnej zarówno u drzew iglastych, jak i liściastych.

Wykazano, że u drzew szlak fotoperiodyczny kwitnienia ma bardzo podobny przebieg jak u rzodkiewnika. Podobieństwo to wynika zarówno z ciągu kolejnych etapów, jak i z zaangażowania homologicznych białek. Komplikację stanowić może jedynie liczba genów homologicznych. *A. thaliana* jest organizmem modelowym m.in. ze względu na małą wielkość genomu. U większości innych badanych gatunków geny zidentyfikowane u rzodkiewnika mają po kilka odpowiedników. Podobnie jest u drzew. U sosny wykazano obecność kilku białek podobnych do CO. U topoli funkcjonuje blisko 10 genów zbliżonych w budowie do *FT*. Podobnie ma się rzecz z innymi charakteryzowanymi homologami. Mnogość homologów nie musi świadczyć jednak o komplikacji mechanizmów. Wydaje się, że znaczna część identyfikowanych sekwencji to pseudogeny lub geny pełniące tę samą funkcję. Sytuację u drzew można porównać do opisanej dla rodziny białek FT u rzodkiewnika. W genomie *A. thaliana* stwierdzono występowanie pięciu genów podobnych do siebie strukturalnie (*FT*, *MFT*, *TSF*, *BFT* i *TFL1*). Pierwsze cztery pełnią podobne funkcje w promowaniu kwitnienia, a TSF wydaje się nawet zastępować funkcjonalnie FT. Jak już wspomniano, TFL 1wcześniej działa przeciwstawnie i jest inhibitorem kwitnienia.

U wielu gatunków drzew wykazano także wrażliwość na wernalizację, istnieją również dane na temat funkcjonowania u drzew szlaku autonomicznego i hormonalnego.

Ważnym aspektem kontroli kwitnienia u drzew jest występowanie oraz aktywność genów będących zarówno inhibitorami, jak i aktywatorami tego procesu. W badaniach na drzewach szpilkowych wykazano istnienie co najmniej kilku tego typu genów. Podobnie jak u roślin zielnych wyselekcjonowano geny *EMF*, *TFL* oraz *FLC* występujące w wielu kopiach. Ich zadaniem jest hamowanie kwitnienia na kolejnych etapach tego procesu. Działają one przeciwstawnie do genów będących stymulatorami kwitnienia, a ich obecność powoduje permanentny rozwój wegetatywny rośliny. Równie liczne są stymulatory kwitnienia (FT, SOC1, LFY). U drzew, także szpilkowych, opisano białko DAL1 należące

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

do rodziny czynników transkrypcyjnych typu MADS, którego aktywność wiąże się ściśle z inicjacją rozwoju generatywnego.

Istotne znaczenie dla procesu kwitnienia drzew ma również dostępność substancji odżywczych oraz przebieg metabolizmu podstawowego, zwłaszcza procesu fotosyntezy. Wytworzenie kwiatów, a w następstwie komórek rozrodczych, wymaga całkowitego przestawienia metabolomiki komórki. Odbywa się to ogromnym kosztem energetycznym.

Dla wielu drzew szczególnie ważne w procesie kwitnienia są gibereliny. Hormony te działają głównie na geny związane z tożsamością merystematyczną, takie jak *LFY, SOC1* czy *FT*. Ważnym zjawiskiem jest współdziałanie czynników środowiskowych, np. fotoperiod czy temperatura, w kontroli ilości syntetyzowanych giberelin. Równie istotna jest jednak odpowiedź zwrotna ze strony hormonów na przebieg szlaku fotoperiodycznego czy wernalizacyjnego. W badaniach nad funkcją giberelin w mechanizmach kontroli kwitnienia drzew niezwykle ważne jest precyzyjne określenie roli poszczególnych giberelin w kolejnych etapach przemian. Specyficzny wpływ konkretnych giberelin na zakwitanie drzew może dać narzędzie do modulowania tego procesu przez egzogenne stosowanie hormonu w ściśle określonych fazach rozwoju drzewa i warunkach środowiskowych. Połączenie wpływu giberelin z manipulacją ekspresji ważnych genów integratorowych (*FT, SOC1, LFY*) może dać w przyszłości szanse regulacji czasu kwitnienia poszczególnych drzew.

Tak więc u drzew, podobnie jak u roślin zielnych, funkcjonują szlaki kwitnieniowe (fotoperiodyczny, temperaturowy, autonomiczny, hormonalny) modulujące aktywność genów integratorowych (*FT, SOC1, LFY, FLC*) bezpośrednio odpowiedzialnych za indukcję kwitnienia. Zainicjowanie tego procesu jest jednak możliwe u drzew dopiero w okresie, kiedy znajdują się w fazie dojrzałego rozwoju wegetatywnego. Jest to kontrolowane przez geny mikroRNA oraz czynniki transkrypcyjne należące do rodziny SPL i AP2-like (TOE1). W tym okresie drzewo staje się wrażliwe kwitnieniowo na bodźce wewnętrzne oraz zewnętrzne. To one dostosowują bezpośrednio czas kwitnienia do warunków panujących w okresie wegatacyjnym. Ma to newralgiczne znaczenie dla roślin wieloletnich, jak drzewa, u których kwitnienie powtarza się sezonowo.

Na początku sezonu wegetacyjnego, w którym nastąpi indukcja kwitnienia, dochodzi do spadku aktywności inhibitorów kwitnieniowych (np. FLC, TFL1). Niski ich poziom utrzymywany jest do czasu zakończenia inicja-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

cji rozwoju kwiatów. Aktywność stymulatorów kwitnienia determinowana jest natomiast warunkami fotoperiodycznymi, temperaturą oraz biosyntezą giberelin. Najwyższy poziom funkcjonujących w szlaku fotoperiodycznym i autonomicznym stymulatorów kwitnienia (*FT, TSF, SOC1*) występuje w warunkach dnia długiego przy względnie wysokich temperaturach otoczenia. W tym samym czasie dochodzi też do kumulacji aktywnych giberelin, które determinują odpowiednią ekspresję genów związanych z tożsamością merystematyczną oraz decydują, wspólnie z innymi hormonami, o właściwym rozwoju kwiatów. Po zakończeniu cyklu związanego z aktywnością stymulatorów przywracana jest ponownie aktywność inhibitorów. Efektem tego jest inicjacja spoczynku powstałych pąków kwiatowych, które mogą przetrwać niekorzystne warunki środowiskowe i rozpocząć morfogenezę kwiatu w następnym sezonie wegetacyjnym (rys. 129).

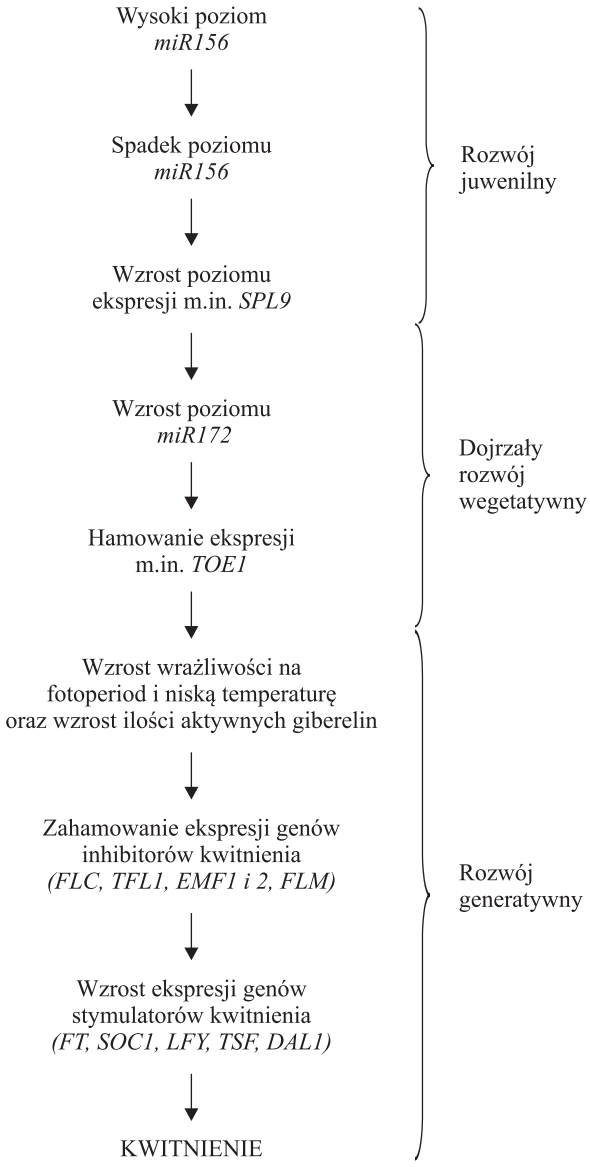
Sosna i niektóre inne drzewa iglaste zawiązują pąki kwiatowe w początku lata, kiedy światło jest intensywne i dzień długi. Wcześniej zawiązują się kwiaty żeńskie, a 2–3 tygodnie później kwiaty męskie. Jesienią, gdy dzień się skraca, a temperatura obniża, zawiązki kwiatów wchodzą w stan spoczynku. Pąki kwiatowe drzew liściastych zawiązują się najczęściej w połowie lata po wcześniejszym oddziaływaniu na nie krótkiego fotoperiodu. W końcu lata i jesienią wchodzą one również w stan spoczynku zimowego.

Wiosną następnego roku odbywa się dalszy etap kwitnienia, a więc przekształcanie się pąków kwiatowych w kwiaty. Pod wpływem hormonów włączają się geny tożsamości części kwiatu (model ABCE) i powstają pręciki z pylnikami oraz słupek (okrytozalążkowe) z woreczkiem zalążkowym. W organach tych, dzięki podziałom redukcyjnym (mejozie), dochodzi do powstania haploidalnych gamet: męskiej (ziarna pyłku) i żeńskiej (komórka jajowa).

5.3.2. Rozwój organów generatywnych

Morfogeneza kwiatu polega na rozwoju **zawiązków kwiatów** w merystemach wierzchołkowych. Kwiaty powstają na wierzchołku pędu głównego lub pędów bocznych, co wiąże się jednoznacznie z zakończeniem ich wzrostu elongacyjnego. Kwiat jest to zmetamorfizowany (przekształcony) pęd lub część pędu, którego liście, przystosowując się do pełnienia funkcji generatywnych, uległy daleko idącym przeobrażeniom; zmieniając kształt i barwę, przekształciły się

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 129. Mechanizmy kwitnienia roślin drzewiastych

w poszczególne człony kwiatu. Ze zmetamorfizowanych liści (mikrosporofili i megasporofili) powstają mikrosporangia oraz megasporangia. Mikro- i megasporofile są nazywane odpowiednio pręcikami i słupkami. Pozostałe zmetamorfizowane liście są płonne i stanowią okwiat, w skład którego wchodzą

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

działki kielicha i płatki korony. Rozwój kwiatu polega więc na odpowiednim wykształceniu się dna kwiatowego, okwiatu, pręcikowia i słupkowia z zawiązków kwiatów. Zasadniczymi procesami morfogenetycznymi są: rozwój zalążka i gametofitu żeńskiego oraz rozwój pylników i gametofitu męskiego. Mikrosporogeneza i megasporogeneza zachodzą w oddzielnych częściach kwiatu, które mogą występować w tym samym kwiecie (obupłciowym) lub w różnych kwiatach (rozdzielnopłciowych).

Typowy kwiat roślin okrytozalążkowych składa się z czterech zasadniczych okółków, które, poczynając od dna kwiatowego, tworzą w kwiecie: kielich – złożony z działek, koronę – złożoną z płatków, pręcikowie – złożone z pręcików, i słupkowie – złożone z owocolistków. Pręcikowie i słupkowie tworzą najważniejszą część kwiatu, a kielich i korona – okwiat.

Kielich składa się z działek mających zwykle barwę zieloną, podobnie jak liście asymilujące. Zależnie od tego, czy działki są wolne, czy zrośnięte, kielich może być wolnodziałkowy lub zrosłodziałkowy. Służy on głównie do ochrony wewnętrznych części kwiatu. **Korona** składa się z płatków, różniących się od liści m.in. barwą i brakiem szparek w skórce. Płatki są zwykle białe lub barwne (nie są zielone). Korona może być wolno- lub zrosłopłatkowa. Kwiaty pozbawione korony nazywa się bezpłatkowymi, a pozbawione okwiatu – bezokwiatowymi. Męskimi organami rozrodczymi w kwiecie są **pręciki**. Każdy z nich składa się z nitki i dwóch pylników, połączonych ze sobą łącznikiem. Pylniki złożone są z dwóch worków pylnikowych, w których znajduje się pyłek. Pręciki mogą być wolne albo zrośnięte ze sobą nitkami lub pylnikami. **Słupek** jest najbardziej charakterystyczną częścią kwiatu drzew okrytozalążkowych. Wyróżnia się w nim zalążnię, szyjkę i znamię. Słupek może być utworzony z jednego owocolistka (słupek jednokrotny) lub z większej ich liczby (słupek wielokrotny).

Kwiaty drzew okrytozalążkowych mogą być **obupłciowe**, tj. zawierające zarówno słupki, jak i pręciki, lub **rozdzielnopłciowe** (jednopłciowe), tj. mające tylko słupki (kwiaty żeńskie) lub tylko pręciki (kwiaty męskie). Drzewa **jednopienne** mają kwiaty obupłciowe albo jednopłciowe, ale występujące na tym samym osobniku (np. brzoza, olsza, leszczyna, orzech). Drzewa **dwupienne** mają kwiaty jednopłciowe, ale występujące na oddzielnych osobnikach. Mówi się wtedy o okazach żeńskich i męskich (np. u wierzb, topól). U klonów i wiązów, oprócz kwiatów obupłciowych, występują także na tym samym

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

osobniku kwiaty męskie; zjawisko takie nazywa się **jednopiennością męską**. U kasztanowca występuje **potrójna jednopienność**: na jednym osobniku oprócz kwiatów obupłciowych są też kwiaty męskie, u których słupek jest organem szczątkowym, i kwiaty żeńskie, u których pręciki są utworami szczątkowymi. Wreszcie u jesionu wyniosłego obserwuje się tzw. **trójpienność**: występują tu osobniki o kwiatach wyłącznie żeńskich, osobniki o kwiatach wyłącznie męskich, a oprócz tego osobniki o kwiatach obupłciowych.

U roślin drzewiastych zapylanie kwiatów następuje albo za pośrednictwem wiatru, i mówi się wtedy o **wiatropylności** (drzewa iglaste i niektóre liściaste), albo za pośrednictwem owadów – **owadopylność** cechuje większość drzew liściastych. Jeżeli kwiat zostanie zapylony pyłkiem pochodzącym z innego kwiatu, jest to **zapylenie krzyżowe**, a zdolność do tego rodzaju zapylenia nazywa się **obcopylnością**. Jeśli natomiast kwiat ulega zapyleniu własnym pyłkiem, mówi się o **samozapyleniu** (samopylności).

U roślin drzewiastych kwiaty rzadko występują pojedynczo na pędach, zwykle zebrane są w **kwiatostany**, czyli skupienia kwiatów ułożonych według pewnych prawideł na wspólnej osi zwanej osadką kwiatostanową. Kwiatostany **monopodialne** (groniaste) odznaczają się tym, że oś główna jest znacznie wydłużona i najpierw rozwijają się kwiaty dolne, a na końcu kwiaty wierzchołkowe. Kwiatostany **monopodialne proste** mają tylko oś główną, na której osadzone są siedzące lub szypułkowe kwiaty (kłos, kotka (bazia), grono, baldach, baldachogrono (podbaldach), główka, pęczek). W kwiatostanach **monopodialnych złożonych** główna oś kwiatostanu jest rozgałęziona. Przykładem takiego kwiatostanu jest wiecha – kwiatostan złożony z gron, zwykle stożkowy i wzniesiony do góry lub zwisający. Mogą się również składać z kłosów, baldachów i baldachogron. Kwiatostany **sympodialne** (wierzchotkowe) mają ograniczony wzrost osi głównej, która kończy się kwiatem. Pod kwiatem wyrasta jedna oś boczna lub dwie, również zakończone kwiatem. W ten sposób, rozgałęziając się jednostronnie lub dwustronnie, powstają różnego rodzaju wierzchotki.

W przeciwieństwie do drzew okrytozalążkowych, owocolistki w kwiatach drzew nagozalążkowych nie zrastają się, nie tworzą więc słupków, a powstające na nich zalążki są nagie, niezamknięte w zalążni. Kwiaty drzew nagonasiennych odznaczają się prostą budową, nie mają okwiatu, są zawsze wiatropylne i rozdzielnopłciowe. Większość roślin z klasy iglastych to drzewa jednopienne (np. jodła, świerk, sosna), a tylko niektóre są dwupienne (np. cis, jałowiec i miło-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

rząb chiński). Kwiat żeński drzew iglastych ma zwykle kształt szyszeczkowaty i stanowi oś, na której osadzone są spiralnie owocolistki, nazywane tu łuskami nasiennymi, oraz płone łuski okrywające (wspierające). Na wewnętrznej (brzusznej) stronie łuski nasiennej wykształcają się zwykle dwa zalążki, z których następnie powstają nasiona ze skrzydełkami lub rzadziej bez skrzydełek. Kwiat żeński, z którego powstaje szyszka, jest typowy dla wielu drzew iglastych (jodła, świerk, jedlica, sosna, modrzew). Kwiat żeński cisa ma tylko jeden zalążek, osadzony wprost na osi kwiatu, otoczony u nasady mięsistym krążkiem, który następnie tworzy osnówkę, otaczającą pojedyncze nasienie. U jałowców po zapyleniu kwiatów mięsiste owocolistki zrastają się (zrost wtórny), wskutek czego powstają z nich szyszki podobne do jagód, tzw. szyszkojagody. Kwiaty męskie składają się z licznych łuskowatych lub tarczkowatych pręcików, gęsto osadzonych na osi. Pręciki przeważnie zawierają na dolnej stronie po dwa (sosna, świerk, jodła) lub więcej (jałowiec) pylników. Tak więc kwiaty męskie mają postać drobnych szyszek, składających się z łuskowatych pręcików, ułożonych na osi spiralnie (sosna, świerk, modrzew, jodła), bądź też występują po trzy w okółkach ułożonych na osi. U cisa tworzą się w pachwinach liści, mają kształt kulisty i składają się z kilku pręcików tarczkowatego kształtu, osadzonych na krótkim trzonku w okrywie błonkowatych łusek.

Zależnie od budowy kwiatu jego części mogą powstawać dwojako: albo wszystkie pojawiają się akropetalnie na stopniowo coraz wyższych poziomach, albo też części jednego rodzaju tworzą się na tym samym poziomie. W pierwszym przypadku części kwiatu ułożone są spiralnie, w drugim zaś – okółkowo. Różnice mogą wystąpić także w rytmie rozwoju poszczególnych części kwiatu. Na przykład u roślin z rodziny *Papaveraceae* działki kielicha powstają znacznie wcześniej niż pozostałe części kwiatu, a płatki, pręciki i owocolistki pojawiają się później prawie jednocześnie.

Za powstawanie poszczególnych części kwiatu (działki kielicha, płatki korony, słupki, pręciki) w merystemach wierzchołkowych pędu odpowiada ekspresja genów tożsamości poszczególnych części kwiatu opisana u *Arabidopsis thaliana* jako model ABCE.

Oprócz kontroli genetycznej ważną rolę w regulacji morfogenezy kwiatu odgrywają **substancje hormonalne**. Traktowanie auksynami powoduje u wielu roślin niedorozwój pręcikowia i stymulację rozwoju słupkowia. Gibereliny wywołują natomiast stymulację rozwoju pręcikowia. Istnieje więc koncepcja,

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

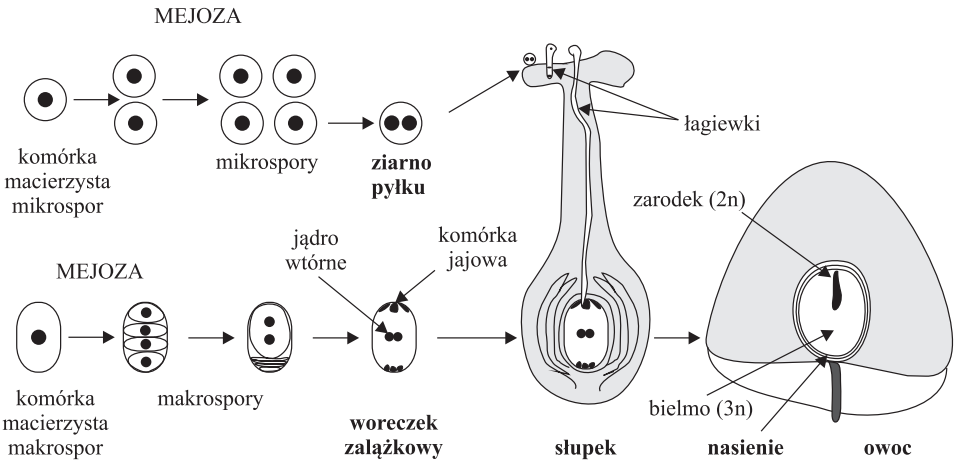
że różnicowanie się płci kwiatów zależy od wewnętrznej równowagi fitohormonów, przede wszystkim auksyn i giberelin, przy czym zależnie od przewagi jednego z hormonów dochodzi do tworzenia się elementów męskich albo żeńskich. Sprawa wydaje się bardziej skomplikowana, gdyż inne fitohormony także wpływają silnie na rozwój kwiatów. Cytokininy stymulują zatem rozwój kielicha i słupkowia. Etylen stymuluje rozwój słupkowia, kwas abscysynowy zaś hamuje rozwój pręcikowia. Również inne substancje, jak: sterydy, poliaminy, kwas jasmonowy, retardanty, wpływają na różnicowanie się kwiatu. Wydaje się więc, że rozwój kwiatów kontrolowany jest w dużej mierze poprzez zmiany zawartości fitohormonów i innych substancji aktywnych w różnicujących się merystemach. Jednocześnie istotną rolę w powstawaniu odpowiedniej równowagi substancji wzrostowych, a więc i w rozwoju poszczególnych elementów kwiatu, odgrywa układ genetyczny oraz system fitochromowy. Fitochrom występuje w tkankach merystematycznych wierzchołków wzrostu, a także w tkankach budujących poszczególne elementy powstającego kwiatu, może więc brać także udział w regulacji morfogenezy kwiatu.

Na przebieg morfogenezy kwiatu wpływają również **czynniki środowiskowe**, przede wszystkim długość dnia oraz temperatura. Wilgotna, bogata w związki azotowe gleba, niska temperatura, krótkie dni, tlenek węgla, stymulują rozwój słupkowia, natomiast mała zawartość azotu w glebie, długie dni, podwyższona temperatura – rozwój pręcikowia.

Rozwój kwiatu podlega więc wielopoziomowej regulacji zarówno przez czynniki wewnętrzne (geny, fitohormony), jak i środowiskowe. Czynniki te kontrolują też rozwój powstających w kwiecie nowych organów generatywnych, jakimi są nasiona i owoce.

Morfogeneza kwiatu doprowadza do wykształcenia się działek kielicha, płatków korony, pręcikowia oraz słupkowia. Proces ten nie kończy się jednak na tym. W następstwie złożonych procesów mikro- i megasporogenezy dochodzi następnie do powstania **komórek generatywnych** (rys. 130). Gameta żeńska (komórka jajowa) powstaje w wyniku owogenezy w woreczku zalążkowym, mieszczącym się w zalążni słupka, natomiast gamety męskie (komórki plemnikowe ziaren pyłku) powstają w łagiewce pyłku, wytworzonego w komorach pyłkowych pręcika. Wykształcenie się spor i gamet prowadzi do dalszych etapów rozwoju generatywnego, mianowicie zapylenia, zapłodnienia, rozwoju zarodka i bielma, a następnie całkowitego wykształcenia się nasienia i owocu.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 130. Sporogeneza, zapłodnienie, powstanie nasienia i owocu (schemat)

Zapylenie rozpoczyna się dotarciem ziarna pyłku do znamienia słupka, gdzie znajdujący odpowiednie warunki pyłek kiełkuje, wytwarzając **łagiewkę pyłkową**, która wrasta w szyjkę słupka i skierowuje się do woreczka zalążkowego. Ta kierunkowość wzrostu łagiewki pyłkowej jest stymulowana początkowo higrotropicznie, a potem chemotropicznie, dzięki związkom wytwarzanym w szyjce słupka i w zalążku. Pewną rolę odgrywają też różnice potencjałów elektrycznych między łagiewką pyłkową a zalążkiem. Kiełkowanie i wzrost łagiewki pyłkowej zależy również od obecności jonów wapnia, witamin oraz fitohormonów. Ziarna pyłku zawierają zwiększone ilości auksyn, giberelin i cytokinin. Wielokrotnie stwierdzano wpływ tych substancji, a także jonów wapnia, na kiełkowanie i wzrost łagiewki pyłkowej.

Zapłodnienie roślin okrytozalążkowych poprzedzone jest podziałem jądra generatywnego łagiewki na dwa jądra plemnikowe, z których jedno łączy się z wtórnym jądrem woreczka zalążkowego (diploidalnym), dając początek triploidalnej tkance bielma w nasieniu, drugie zaś, zlewając się z komórką jajową, tworzy **zygotę,** rozwijającą się następnie w zarodek. Jest to proces **podwójnego zapłodnienia**, prowadzący do powstania organów generatywnych, jakimi są nasiona i owoce. Z zapłodnionych zalążków rozwijają się nasiona, z zalążni – owoce.

W **rozwoju zarodka,** bezpośrednio po zapłodnieniu, zygota przechodzi okres przygotowawczy. Jest to swoisty spoczynek, który trwa u poszczególnych

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

gatunków od kilku godzin do kilku miesięcy, najczęściej zaś od jednego do kilku dni. W tym okresie zygota zwiększa swoje rozmiary, zmienia kształt, a cytoplazma rozmieszcza się równomiernie w całej objętości komórki. Następnie zygota ulega wielu podziałom, które prowadzą do wytworzenia prazarodka i dojrzałego zarodka. **Rozwój bielma** w pierwszym okresie wyprzedza rozwój zarodka. Bielmo wcześniej rozpoczyna rozwój, a podziały bielma są początkowo szybsze niż podziały zygoty. Taka kolejność rozwoju umożliwia zarodkowi korzystanie z materiałów zapasowych bielma. Bielmo spełnia jednak w nasionach funkcję pomocniczą i drugorzędną, toteż około 15% gatunków roślin okrytonasiennych zupełnie go nie tworzy (**nasiona bezbielmowe**). Nasiona roślin nagozalążkowych również nie mają bielma właściwego. Wykształcają one haploidalne prabielmo, powstające z przekształcenia woreczka zalążkowego.

W **rozwoju nasienia** występuje szereg faz różniących się stopniem dojrzałości strukturalnej i funkcjonalnej. Fazą pierwszą jest morfologiczno-anatomiczne kształtowanie się nasienia, po czym następuje faza druga (**dojrzałość mleczna**), w której młode nasiona mają konsystencję płynną, mlecznowodnistą. Faza trzecia to **dojrzałość woskowa**, w której – w nasionach o konsystencji podobnej do wosku – nadal przebiega różnicowanie się zarodka i przekształcanie materiałów zapasowych bielma. W końcu nasiona uzyskują konsystencję twardą i przechodzą w fazę **pełnej dojrzałości** morfologicznej i fizjologicznej.

W poszczególnych fazach morfologicznego rozwoju nasion zachodzą wielorakie procesy biochemiczne, prowadzące do uzyskania przez nasiona pełnej dojrzałości funkcjonalnej. Procesy te w pierwszych etapach po zapłodnieniu charakteryzują się wielką dynamiką. Dochodzi do wzmożonego dopływu i akumulacji różnych związków organicznych i nieorganicznych w rozwijających się nasionach. Wzrasta aktywność wielu systemów enzymatycznych i stopniowo następuje powiększanie się zawartości suchej masy w formujących się nasionach, jednocześnie maleje udział związków małocząsteczkowych, a zwiększa się ilość związków wielkocząsteczkowych. Stopniowo maleje również zawartość wody i zwiększa się gęstość protoplazmy. Z czasem obserwuje się ogólny spadek natężenia procesów metabolicznych. W młodych i niedojrzałych nasionach pojawiają się duże ilości witamin oraz fitohormonów (auksyn, giberelin i cytokinin). Fitohormony syntetyzowane są zarówno w zarodku, jak i bielmie. Stymulują one podziały komórkowe w wykształcającym się nasieniu, a także w otaczającej je ścianie zalążni. Rozwijające się bielmo jest bardzo bogatym

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

źródłem cytokinin, giberelin, auksyn, poliamin i witamin. Podczas dalszego dojrzewania nasion stopniowo maleje intensywność procesów metabolicznych, a także zawartość cytokinin i giberelin, w końcowym zaś okresie dojrzewania pojawiają się większe ilości etylenu, kwasu abscysynowego i innych inhibitorów, wprowadzających nasiona w stan spoczynku.

Rozwój owocu rozpoczyna się wraz z inicjacją kwitnienia, kiedy zaczynają różnicować się zawiązki elementów kwiatu, w tym dno kwiatowe i owocolistki. Owoc powstaje z tkanek zalążni (owocnia) i ewentualnie dna kwiatowego. Powiększanie się ścian zalążni i rozrost dna kwiatowego zachodzi początkowo na drodze podziałów komórkowych, do momentu rozwinięcia się kwiatu i zapylenia. W wyniku skutecznego zapylenia następuje **zawiązanie owocu**, które polega na zapobiegnięciu opadania wierzchołka generatywnego oraz pobudzeniu rozwoju tkanek samego owocu, przede wszystkim zalążni i dna kwiatowego, które zaczynają się rozrastać.

Jeżeli zapylenie nie nastąpi, u podstawy dna kwiatowego powstaje z reguły warstwa odcinająca i kwiat wraz z owocolistkami odpada. Zapylenie stymuluje więc intensywny rozwój tkanek owocu. Czynnikami zawartymi w pyłku, które zarówno zapobiegają odpadaniu kwiatu, jak i powodują wzrost zalążni, są fitohormony, a przede wszystkim auksyny i gibereliny. U wielu roślin wzrost owoców jest tym okazalszy, im więcej ziaren pyłku zapyla znamię słupka i tym samym większa jest ilość substancji hormonalnych dostarczonych znamieniu słupka. Innym naturalnym źródłem fitohormonów niezbędnych do powstawania owoców są tkanki szyjki słupka oraz rozwijający się zarodek i bielmo w niedojrzałych nasionach.

Drugą ważną fazą w rozwoju owocu, następującą po zapyleniu, jest zapłodnienie. W wyniku podwójnego zapłodnienia u drzew okrytonasiennych powstaje zarówno zarodek, jak i bielmo. Obie te struktury są miejscem intensywnej syntezy hormonów, zachodzącej najpierw w bielmie, a później w zarodku. W tej fazie rozwoju owoców zachodzą intensywne podziały komórek w wykształcającym się nasieniu, a także w otaczającej je ścianie zalążni. Kiedy podziały komórkowe zostają zakończone, młody owoc rozwija się dalej dzięki szybkiemu powiększaniu się objętości komórek. Decydującą rolę w tym okresie odgrywają auksyny oraz gibereliny. Głównym źródłem fitohormonów są zalążki, a tkanki zalążni i dna kwiatowego reagują na przemieszczające się do nich hormony intensywnym wzrostem komórek.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

W czasie dojrzewania owoców dochodzi do dużych zmian aktywności wielu enzymów. Istotną rolę w regulacji dojrzewania owoców odgrywają także fitohormony, a zwłaszcza etylen i kwas abscysynowy (przyspieszają dojrzewanie) oraz auksyny, gibereliny i cytokininy (opóźniają dojrzewanie).

Owoc powstający wyłącznie z zalążni słupka jest owocem właściwym (prawdziwym). Owoc powstający przy udziale również innych części kwiatu nosi nazwę owocu pozornego (rzekomego lub szupinkowego). Jeśli owoc powstał tylko z jednego słupka, jest owocem pojedynczym. Gdy natomiast w kwiecie występuje większa liczba słupków, powstają z nich owocki zrastające się w jedną całość lub skupione, tworząc owoc zbiorowy (złożony). Jeśli w tworzeniu się owocu bierze udział cały kwiatostan, to tworzy się owocostan. W tworzeniu owocostanu uczestniczą słupki, dno kwiatowe, okwiat oraz liście przykwiatowe.

5.3.3. Rozmnażanie generatywne

Rozmnażanie generatywne związane jest z wytwarzaniem kwiatów, zapyleniem, zapłodnieniem oraz powstaniem nasion i owoców. U roślin występują dwie przeciwstawne tendencje, których celem jest utrzymanie egzystencji gatunku. Jedna – to wytwarzanie ogromnej liczby małych, jednokomórkowych, haploidalnych komórek generatywnych (męskich i żeńskich). Druga – to wytwarzanie większych, wielokomórkowych, diploidalnych struktur (diaspor), jak zarodniki i nasiona.

Pomimo dużej skuteczności rozmnażania bezpłciowego, rozród płciowy jest głównym sposobem rozmnażania u większości organizmów, także u roślin drzewiastych. Drzewa, zarówno szpilkowe, jak i liściaste, wytwarzają nasiona, które powstają z zalążków. Drzewa szpilkowe tworzą nasiona z zalążków przebywających na niezrośniętych owocolistkach, natomiast drzewa liściaste wytwarzają w kwiecie słupek i okwiat, z których później powstaje owoc z nasionami. Cały cykl rozwojowy drzew przebiega w obrębie sporofitu, gametofit uległ u nich skrajnemu zredukowaniu.

Proces rozmnażania generatywnego drzew składa się więc z kilku faz:

1) wytworzenie kwiatów i kwiatostanów,
2) wytworzenie gamet męskich i żeńskich,
3) zapylenie,
4) zapłodnienie,

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

5) rozwój zygoty,
6) wytworzenie nasienia,
7) kiełkowanie nasienia,
8) rozwój siewki.

Zapylane krzyżowo kwiaty obupłciowe muszą rozsiewać własny pyłek oraz przyjmować pyłek innych kwiatów. Te dwie funkcje wymagają odmiennych przystosowań. W kwiatach jednopłciowych funkcje te są rozdzielone.

Istnieje duże zróżnicowanie wielkości nakładów strukturalnych i energetycznych ponoszonych przez różne rośliny na wytworzenie nasion i owoców. Wielkość nakładów poniesionych przez roślinę macierzystą limituje liczbę tworzonych nasion i owoców. U większości kwiatów liczba powstających nasion jest ograniczona zarówno przez efektywność zapylenia, jak i dostępność zasobów surowcowych i energetycznych do rozwoju nasion.

Bardziej przydatne biologicznie jest zapłodnienie krzyżowe. Samozapłodnienie prowadzi bowiem do znacznego ograniczenia zmienności, a w konsekwencji obniżenia wigoru mieszańcowego (heterozji), który wynika z obecności różnych form każdego genu w komórce. Spadek płodności w chowie wsobnym spowodowany samozapłodnieniem przejawia się u wszystkich roślin. Istnieje zatem zjawisko **samoniezgodności**. Polega ono na tym, że gameta męska z pyłku danego kwiatu nie może zapłodnić komórki jajowej swojego kwiatu. Sprowadza się to zazwyczaj także do odrzucenia pyłku pochodzącego z innego kwiatu tej samej rośliny. Zjawisko to jest kontrolowane przez odpowiednie geny odpowiedzialne za samoniezgodność. Zróżnicowanie genów pyłku w stosunku do genów zalążka decyduje o przyjęciu pyłku i zapłodnieniu. Innym typem samoniezgodności jest niezgodność heteromorficzna, polegająca na tym, że pyłek dojrzewa w innym czasie niż słupek (przedprątność bądź przedsłupność) lub kształt pyłku i struktura jego powierzchni nie odpowiadają strukturze znamienia słupka. Reakcje i zjawiska samoniezgodności zabezpieczają przed krzyżowaniem wsobnym, prowadzącym do powstawania roślin zdegenerowanych, co jest bardzo istotne dla zachowania gatunku, a w przypadku produkcji nasiennej, do uzyskania właściwego plonu.

Rozmnażanie generatywne drzew z nasion zapewnia utrzymanie zmienności w obrębie populacji każdego gatunku na poziomie genetycznym. Daje więc szerokie możliwości dla naturalnej selekcji, przebiegającej pod wpływem różnorakich czynników środowiska zewnętrznego.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

5.4. Zjawiska spoczynku

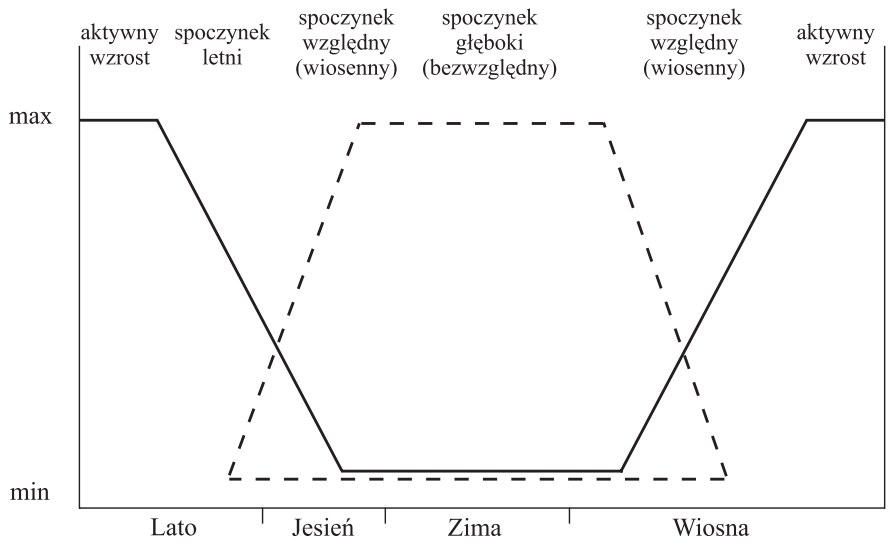
Warunki klimatyczne na Ziemi, oprócz strefy równikowej, cechuje zmienność zależna od pory roku. Zmianom podlegają warunki świetlne (intensywność, długość dnia), temperaturowe, wilgotnościowe i inne. Sezonowa zmienność warunków klimatycznych wywiera określony wpływ na cykle życiowe roślin. Pojawiła się periodyczność, charakteryzująca się tym, że w cyklu rozwojowym roślin są okresy intensywnego wzrostu i rozwoju oraz okresy zastoju, w których zarówno wzrost, jak i metabolizm są zahamowane. Niskie temperatury oraz skrócenie długości dnia zimą w strefie klimatu umiarkowanego oraz gorące i suche lato w klimacie podzwrotnikowym powodują przejście roślin w stan spoczynku. W stan spoczynku zapadają pąki roślin wieloletnich (na roślinach drzewiastych, bulwach, kłączach, cebulach) oraz nasiona. Niezależnie od organu występują dwa rodzaje spoczynku – spoczynek względny (narzucony) oraz spoczynek głęboki (bezwzględny, właściwy, wrodzony). **Spoczynek względny** jest wywołany niesprzyjającymi warunkami zewnętrznymi (niską temperaturą, suszą, brakiem tlenu, nadmiarem dwutlenku węgla, złymi warunkami świetlnymi). Spoczynek ten ustępuje po nastaniu warunków korzystnych dla wzrostu i rozwoju roślin. Natomiast **spoczynek głęboki** jest wywołany przez mechanizmy wewnętrzne (uwarunkowania genetyczne i hormonalne). Rośliny znajdujące się w stanie spoczynku głębokiego nie podejmują procesów wzrostowo-rozwojowych, mimo korzystnych warunków środowiskowych.

Dzięki łącznemu działaniu obu typów spoczynku rośliny naszego klimatu mogą przetrwać okres zimnej jesieni, zimy i chłodów przedwiośnia. U większości nasion, pąków drzew, bulw, cebul i kłączy spoczynek głęboki kończy się na przełomie stycznia i lutego. Brak wzrostu i rozwoju w lutym, marcu i częściowo kwietniu jest wynikiem spoczynku względnego, wywołanego głównie niskimi temperaturami. Stosunkowo krótki spoczynek bezwzględny występuje u wierzby i leszczyny, u których już w lutym rozpoczyna się wzrost kwiatostanów.

Pędy drzew i krzewów naszej strefy klimatycznej kończą zazwyczaj wzrost w połowie lata. Podstawową przyczyną tego stanu rzeczy, zwanego **spoczynkiem letnim**, jest hamowanie wzrostu pąków przez rosnące jeszcze liście, które wygrywają współzawodnictwo o asymilaty. Konsekwencją jest zahamowanie aktywności merystematycznej pąków wierzchołkowych, co

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

powoduje zatrzymanie wzrostu nowych pędów. Niskie temperatury jesieni oraz skracający się dzień powodują powolne przejście roślin w stan spoczynku głębokiego, zwanego też zimowym (rys. 131). Panująca na przedwiośniu niska temperatura, a często także słabe uwodnienie pąków, sprawiają, że pąki drzew przechodzą ze spoczynku bezwzględnego w spoczynek względny. Gdy w kwietniu nastąpi dostateczne uwodnienie pąków, przedłuży się dzień i wzrośnie temperatura, wtedy kończy się spoczynek względny i drzewa wchodzą w fazę intensywnego wzrostu i rozwoju nowych pędów.



Rys. 131. Schemat zależności między intensywnością wzrostu pąków drzew (linia ciągła) a głębokością spoczynku (linia przerywana)

Spoczynek nasion różni się od spoczynku pąków tym, że zahamowaniu ulega kiełkowanie, a więc procesy warunkujące przyszły wzrost młodej siewki. Tylko nieliczne dojrzałe nasiona są zdolne do kiełkowania natychmiast po oddzieleniu się od rośliny macierzystej. Olbrzymia większość nasion znajduje się w stanie spoczynku. Główną przyczyną wejścia nasion w stan spoczynku względnego jest zmniejszanie się w nich zawartości wody (poniżej 10%), co następuje podczas ostatnich etapów dojrzewania. Oprócz odwodnienia także inne przyczyny (temperatura, światło, grubość łupiny nasiennej) mogą wywoływać stan spoczynku względnego nasion.

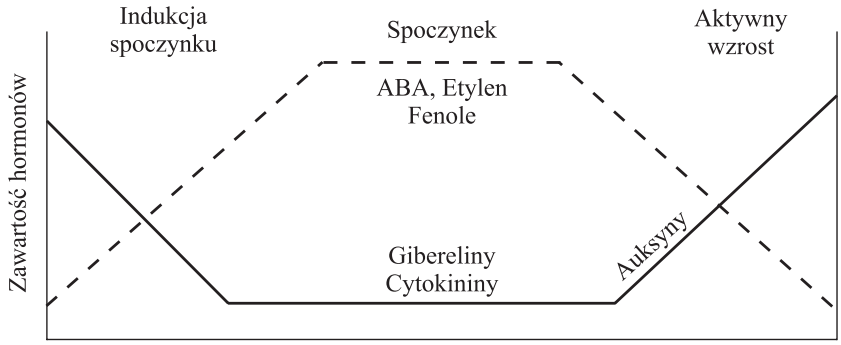
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Wejście nasion w stan spoczynku bezwzględnego (głębokiego) wywołane jest natomiast przez niedojrzałość morfologiczną zarodka oraz nagromadzenie się substancji hamujących kiełkowanie (głównie kwas abscysynowy, etylen, jasmoniany, związki fenolowe). Substancje te znajdują się w zarodku, bielmie i łupinie nasiennej. Głęboki spoczynek nasion wiąże się z tzw. **spoczynkiem zarodkowym**, określanym jako niedojrzałość fizjologiczna. Spoczynek ten, co ciekawe, ustępuje w wyniku działania warunków niesprzyjających dla wzrostu (np. długotrwałe działanie chłodu (0–5°C) na napęczniałe nasiona lub przechowywanie nasion po zbiorze w stanie suchym). Spoczynkowi zarodkowemu zazwyczaj towarzyszą także inne rodzaje spoczynku, wywołane niedojrzałością morfologiczną bądź obecnością grubej łupiny nasiennej. W spoczynek zarodkowy, ustępujący w wyniku działania niskiej temperatury, zapadają nasiona większości drzew i krzewów. Przerwanie ich spoczynku następuje w wyniku **chłodnej stratyfikacji**, tzn. przetrzymywania nasion przez kilka tygodni w obniżonej temperaturze w wilgotnym środowisku. W normalnych warunkach wegetacji, po paru miesiącach (2–5) chłodu, przy zwiększonym uwodnieniu i działaniu przez pewien czas (kilka tygodni) obniżonej temperatury (0–5°C), spoczynek bezwzględny nasion ustępuje. Dochodzi zatem do likwidacji w nasionach blokady i inicjacji przemian biochemicznych, prowadzących do kiełkowania. Kiełkowanie większości nasion jest także pod kontrolą systemu fitochromowego (nasiona fotoblastyczne).

Zdolność nasion oraz pąków do przechodzenia w stan spoczynku jest ewolucyjnie wykształconą cechą umożliwiającą przetrwanie gatunku w ekstremalnych warunkach środowiska. Jakie zatem mechanizmy decydują o wystąpieniu tego zjawiska? Nie są do końca poznane. Nie ma jednak wątpliwości, że wejście i wyjście ze stanu spoczynku wiąże się z aktywnością genów, równowagą hormonalną, właściwościami błon komórkowych oraz metabolizmem podstawowym, zwłaszcza energetycznym, i gospodarką wodną.

Wiele badań poświęcono roli hormonów w powstawaniu, utrzymywaniu się i ustępowaniu spoczynku nasion oraz pąków drzew (rys. 132). W trakcie wejścia pąków i nasion w stan spoczynku zanika aktywność auksyn, giberelin i cytokinin. Pojawiają się natomiast w większych ilościach kwas abscysynowy i etylen. U nasion także dochodzi do nagromadzenia się związków fenolowych. Podczas ustępowania spoczynku obniża się zawartość ABA, etylenu i związków fenolowych, a pojawiają się ponownie gibereliny i cytokininy.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 132. Mechanizm hormonalnej regulacji spoczynku

Rolę substancji hormonalnych potwierdzają fakty, że spoczynek bezwzględny nasion, pąków, bulw, cebul i kłączy można przerwać, stosując regulatory wzrostu (auksyny, gibereliny, cytokininy, tiomocznik) oraz zabiegi fizyczne (ciepłe kąpiele, nakłuwanie pąków).

Spoczynek pąków i niektórych nasion można także przerwać na skutek krótkotrwałego traktowania eterem etylowym, etylenochlorohydryną czy kamforą, które modyfikują strukturę i właściwości błon komórkowych.

Wiadomo również, że represja genów kodujących niektóre enzymy hydrolityczne (amylazy, proteazy, nukleazy) oraz enzymy katabolizmu substancji zapasowych, jak również zahamowanie aktywności enzymów procesów oddechowych (glikolizy, cyklu Krebsa i fosforylacji oksydacyjnej), towarzyszą procesom spoczynkowym.

Wszystkie istniejące obecnie dane sugerują zatem, że mechanizmy spoczynku, niezależnie od rośliny i organu, są zbliżone.

5.5. Starzenie się drzew

Długość życia osobniczego drzew jest zróżnicowana. Długowiecznością wyróżniają się takie drzewa jak: *Pinus aristata* (ponad 5 tysięcy lat), *Sequoia sempervirens* (ponad 3 tysiące lat), dąb, limba, cis (ponad tysiąc lat). Niezależnie od długości życia poszczególnych roślin w pewnym okresie dochodzi jednak do osłabienia natężenia procesów życiowych. Następuje okres starzenia, zakończony śmiercią. Drzewa przechodzą zatem naturalne fazy ontogenezy każdego organizmu, a przebieg ten wynika z samej istoty życia.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

U drzew istnieją jednak różnice pomiędzy starzeniem się poszczególnych organów a starzeniem się całej rośliny. Starzenie się i opadanie liści, kwiatów, nasion, owoców, obumieranie części korony i korzeni nie powoduje śmierci całego drzewa. Drzewa wytwarzają ciągle nowe liście, kwiaty, pędy i korzenie, zrzucając stare. W drzewach występują także komórki i tkanki martwe. Celem niektórych procesów morfogenetycznych jest wytworzenie wysoce wyspecjalizowanych tkanek martwych (np. drewno, korowina, sklerenchyma), pełniących jednak podstawowe funkcje. Z drugiej strony w drzewach znajdują się pierwotne i wtórne tkanki twórcze (merystemy), które nawet u bardzo starych osobników są ciągle młode, żywe i podlegają podziałom komórkowym. Drzewo jako całość stopniowo starzeje się i w końcu obumiera, natomiast merystemy korzeni i pędów do końca zachowują charakter embrionalny i ciągle się odtwarzają.

Trudno określić jednoznacznie, od którego momentu rozpoczyna się proces starzenia. Zależy to od gatunku, typu drzewa, organu, czynników środowiskowych oraz kryteriów oceny. Istnieją jednak pewne symptomy starzenia się o charakterze ogólnym. Są to:

1) osłabienie procesów wzrostowych,
2) zmniejszenie sprawności pobierania wody i soli mineralnych,
3) postępujące ograniczenie intensywności procesów anabolicznych i wzmożenie procesów katabolicznych,
4) zaburzenia w transporcie asymilatów, hormonów, wody i soli mineralnych,
5) nagromadzanie się etylenu, kwasu abscysynowego, jasmonianów i substancji toksycznych,
6) postępująca dezintegracja metabolizmu i struktur anatomiczno-morfologicznych rośliny.

Istnieją różne poglądy odnośnie do przyczyn starzenia się roślin. Koncepcje **deterministyczne** zakładają, że proces starzenia się jest naturalną konsekwencją realizacji programu rozwoju osobniczego danego gatunku i jest zakodowany w genomie rośliny. Starzenie się jest więc przejawem zaawansowanego rozwoju organizmu. Koncepcje **stochastyczne** proponują, że podstawową przyczyną starzenia się roślin są nagromadzające się uszkodzenia kwasów nukleinowych, co powoduje pojawienie się aberracji chromosomowych i mutacji somatycznych. Uszkodzenia te powodują pogarszanie się informacji genetycznej, czego konsekwencją jest zmniejszanie się aktywności metabolicznej i postępujące

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

starzenie się organizmu. Wydaje się, że obie koncepcje nie wykluczają się i tłumaczą niektóre przejawy starzenia się roślin.

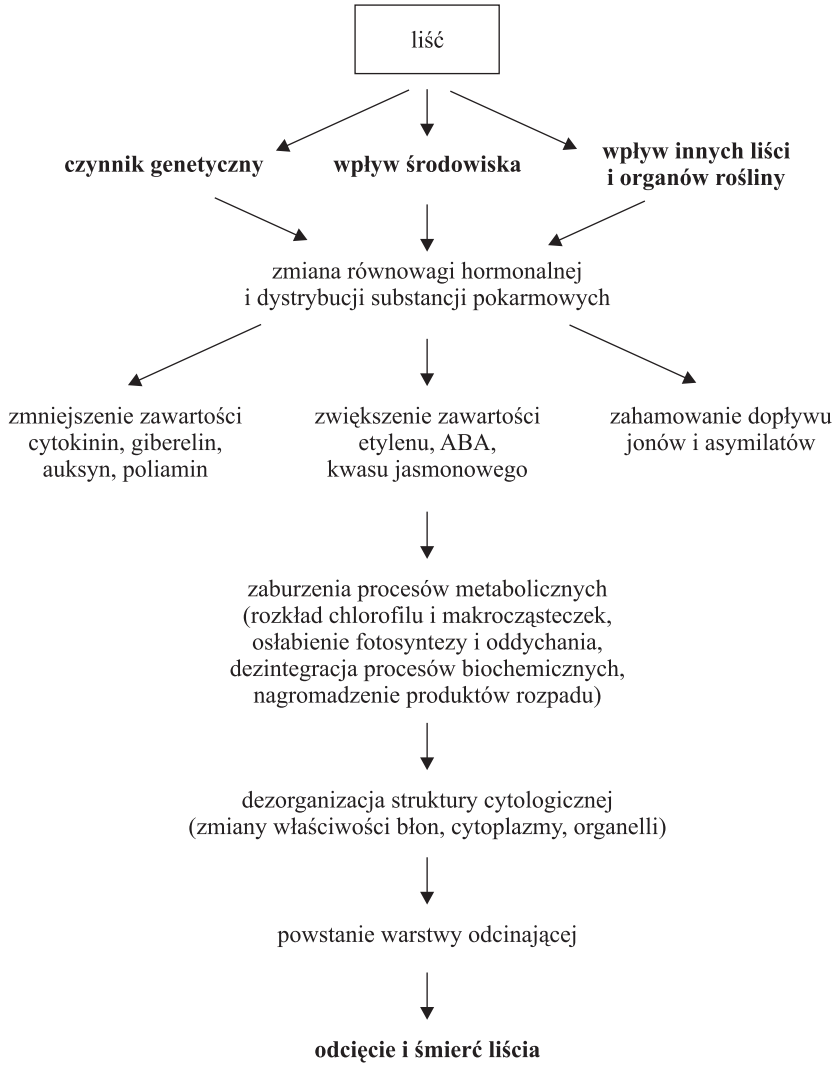
U drzew starzenie się niektórych organów ma charakter sezonowy. W wyniku działalności merystemów wierzchołkowych górne części poszczególnych pędów w koronie wykazują przedłużony stan młodociany, podczas gdy zachodzą procesy starzenia się i śmierci starszych organów bocznych. Zamierają krótkopędy, gałązki szkieletowe, a także niektóre gałęzie i konary drzew, co prowadzi do oczyszczenia się pnia. Zachodzą też procesy starzenia się i śmierci liści, kwiatów i owoców.

Procesy starzenia się liści podlegają korelacyjnej kontroli ze strony innych liści i organów. Pojawienie się młodych liści przyspiesza starzenia się liści starych. Natomiast gdy młode liście zostaną usunięte, proces starzenia się starych liści zostaje spowolniony. Świadczy to o dużej roli współzawodnictwa między liśćmi o substancje pokarmowe i hormonalne. Starzenie się liści podlega zatem różnorakiej kontroli zarówno przez czynniki genetyczne, jak i wpływ środowiska oraz konkurencję z innymi liśćmi oraz organami rośliny (rys. 133).

W pniach, a więc potężnych łodygach roślin drzewiastych, również występują procesy starzenia. Najbardziej widocznym tego przejawem jest postępujące z wiekiem obumieranie rdzenia oraz powiększanie się twardzieli, czyli modyfikacja struktury i funkcji tkanek przewodzących.

Rdzeń stanowi najbardziej wewnętrzną część łodygi, otoczoną najstarszym słojem drewna. W łodygach roślin zielnych i młodych pędach drzew rdzeń tworzą żywe komórki miękiszowe wypełnione obficie substancjami zapasowymi. W starszych łodygach komórki rdzenia tracą cytoplazmę i powoli zamierają. Obumieranie komórek rdzenia u różnych roślin drzewiastych może zachodzić w różnym czasie, np. u bzu czarnego komórki rdzenia zamierają już w pierwszym roku i wypełniają się powietrzem. U większości jednak drzew rdzeń pozostaje żywy przez wiele lat, a stopniowe jego obumieranie jest skorelowane w czasie z wykształceniem się twardzieli. Z chwilą bowiem, kiedy wewnętrzne warstwy drewna, tworząc twardziel, ulegają zaczopowaniu i impregnacji ligniną, podobnym przemianom ulegają również komórki rdzenia. Starzenie się drewna wtórnego, postępujące z wiekiem drzewa, nosi ogólną nazwę **twardzielowania**. Rozpoczyna się ono wrastaniem wcistek (komórek parenchymatycznych) do elementów przewodzących. Powoduje to zamknięcie świateł cewek i naczyń, co jest równoznaczne z zahamowaniem przewodzenia. Z czasem dochodzi w tej

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



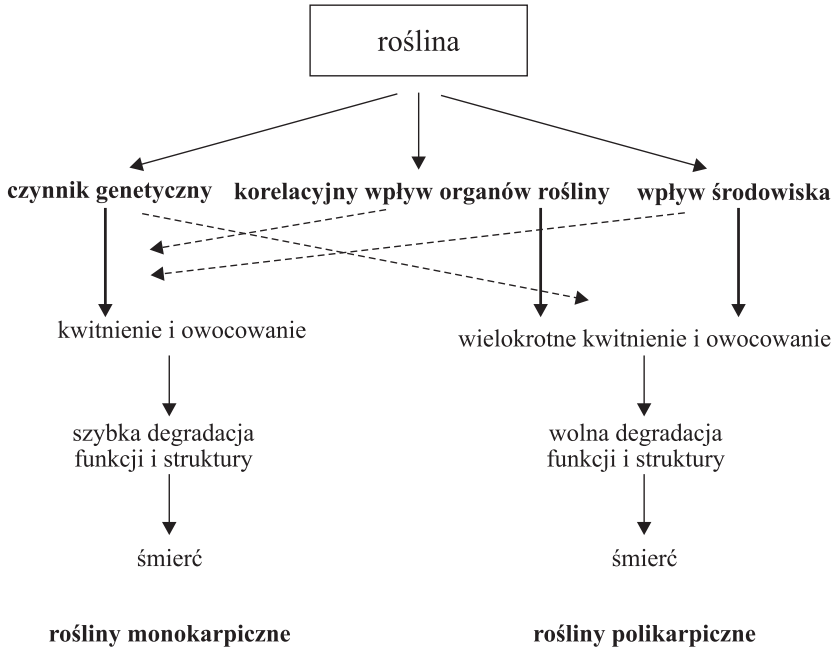
Rys. 133. Mechanizm starzenia się liścia

strefie do stopniowego obumierania wszystkich dotąd żywych komórek (miękisz drzewny, promienie rdzeniowe). Obserwuje się wtedy pojawienie się w tej strefie dużej ilości olejków eterycznych, żywic oraz różnych substancji barwnych i impregnacyjnych. Drewno staje się twardsze, cięższe i bardziej odporne na czynniki zewnętrzne. Ta część drewna przestaje wówczas pełnić dotychczasowe funkcje (przewodzenie wody i substancji mineralnych) i staje się w łodydze tkanką

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

wyłącznie mechaniczną, usztywniając pień drzewa. Funkcje przewodzące pełni odtąd tylko część młodsza, bardzie zewnętrzna, nazywana bielem (drewnem miękkim). Zmniejszanie się zdolności przewodzenia wody i soli mineralnych z korzenia do liści i wierzchołków wzrostu, związane z postępującym twardzielowaniem drewna wtórnego, prowadzi do ogólnego zmniejszania sprawności metabolicznej i przyspieszania procesów starzenia się drzewa.

Tak więc, pomimo że drzewa mają ciągle dobrze funkcjonujące ośrodki merystematyczne, które jako takie się nie starzeją, to jednak drzewo jako całość podlega procesom starzenia. Decydują o tym czynniki genetyczne, środowiskowe oraz korelacyjny wpływ różnych organów rośliny (rys. 134).



Rys. 134. Przyczyny starzenia się i śmierci roślin

Czynniki te, w różny sposób u roślin monokarpicznych i polikarpicznych, kontrolują postępujące procesy starzenia się. U roślin **monokarpicznych** – kwitnących i owocujących tylko jeden raz w ciągu życia i u roślin **polikarpicznych** – wielokrotnie kwitnących i owocujących, występują różne przyczyny procesów starzenia.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Rośliny monokarpiczne to wszystkie rośliny jednoroczne, dwuletnie oraz niektóre rośliny wieloletnie, jak agawa czy bambus, które rosną wegetatywnie przez wiele lat, po czym zakwitają, owocują i bezpośrednio po tym obumierają. Agawa rośnie wegetatywnie około 10 lat, po czym zakwita, owocuje i w tym samym roku obumiera. Jeśli nie dopuści się do wytworzenia kwiatów, agawa może funkcjonować w stanie wegetatywnym przez wiele dziesiątków lat. Tak więc u roślin monokarpicznych wytworzenie kwiatów i śmierć są genetycznie zaprogramowane i występują łącznie. Wytworzenie kwiatów i śmierć są zakodowane w zapisie genetycznym wzorca rozwojowego gatunku.

Inaczej starzenie się przebiega u roślin polikarpicznych – wieloletnich roślin zielnych i drzewiastych. Drzewa wielokrotnie kwitną i owocują, żyjąc nierzadko wiele setek lat. Kwitnienie nie wywołuje u drzew objawów przyspieszonego starzenia. Obfitość kwitnienia i owocowania niektórych drzew utrzymuje się przez wiele lat na wysokim poziomie, a wyraźnie maleje dopiero u drzew bardzo starych. Z czasem zmniejsza się jednak długość tworzonych międzywęźli pędów, pojawia się więcej pędów skróconych. Powiększa się odległość między wierzchołkami pędów korony a korzeniami. Pogarsza się transport zarówno asymilatów, jak wody i soli mineralnych. Corocznie rośliny tracą wiele materii organicznej na tworzenie organów generatywnych. Tak stopniowo dochodzi więc do dysproporcji rozwojowych, stagnacji procesów morfogenezy oraz obumierania pędów bocznych z centrami wzrostowymi. Na procesy te silnie wpływają czynniki środowiskowe, jak światło, temperatura, dostępność wody, skład chemiczny i struktura gleby, a także urazy mechaniczne i inne stresy zarówno abiotyczne, jak i biotyczne (drobnoustroje, grzyby). Czynniki środowiskowe wpływają także silnie na korelacje międzyorganowe, od których zależy funkcjonowanie całości organizmu roślinnego.

W starzejących się drzewach zmienia się również równowaga hormonalna. Zawartość auksyn, giberelin, cytokinin, poliamin jest na niskim poziomie, natomiast zwiększa się zawartość etylenu, kwasu abscysynowego, jasmonianów, związków fenolowych i innych substancji hamujących, a także związków toksycznych. Doprowadza to do przyspieszenia procesu starzenia się, czego końcowym etapem jest śmierć drzewa.

Postępujące starzenie u roślin polikarpicznych zależy więc głównie od czynników środowiskowych i korelacyjnego wpływu organów rośliny. Nie ma u tych roślin bezpośredniego związku między kwitnieniem i owocowaniem a genetycznie zaprogramowaną śmiercią.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

5.6. Ruchy roślin

Zdolność do ruchu jest jednym z zasadniczych przejawów życia i wspólną cechą wszystkich organizmów. Różnice między zdolnością ruchu u roślin i zwierząt są jednak wyraźne. U zwierząt przeważa ruch polegający na aktywnej zmianie miejsca całego organizmu, czyli lokomocja, podczas gdy większość roślin jest związana stale ze swoim siedliskiem i tylko ich organy są zdolne do wykonywania ruchu.

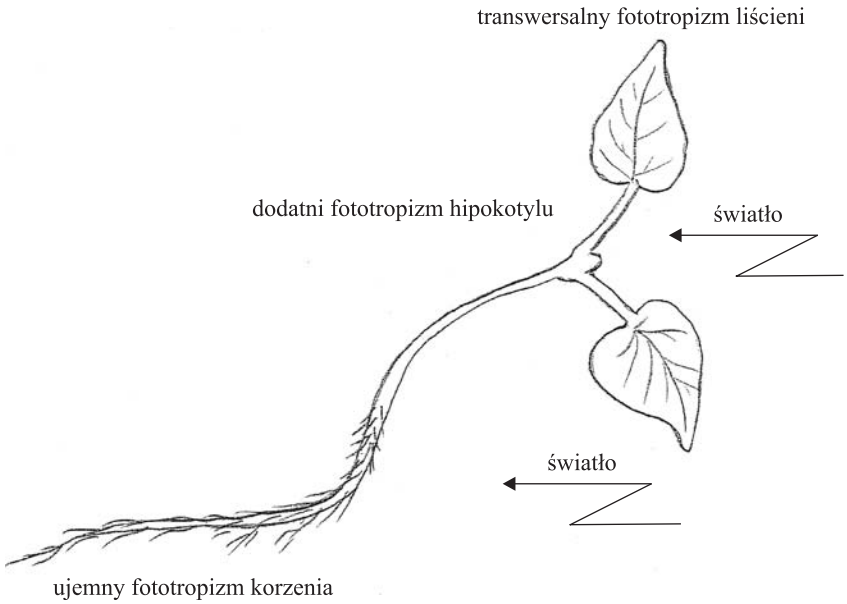
Ruchy roślin są związane z wrażliwością tkanek roślinnych na pobudzenie przez określony bodziec. Pobudzenie wywołują przede wszystkim takie bodźce zewnętrzne, jak światło, siła ciążenia, temperatura, substancje chemiczne, wilgotność oraz siły mechaniczne. Pojawiające się ruchy to tropizmy, nastie i taksje. Obok ruchów wywołanych bodźcami zewnętrznymi istnieją również ruchy organów roślinnych wywoływane czynnikami wewnętrznymi, a więc ruchy autonomiczne.

Ruchy powodowane przez bodźce środowiskowe

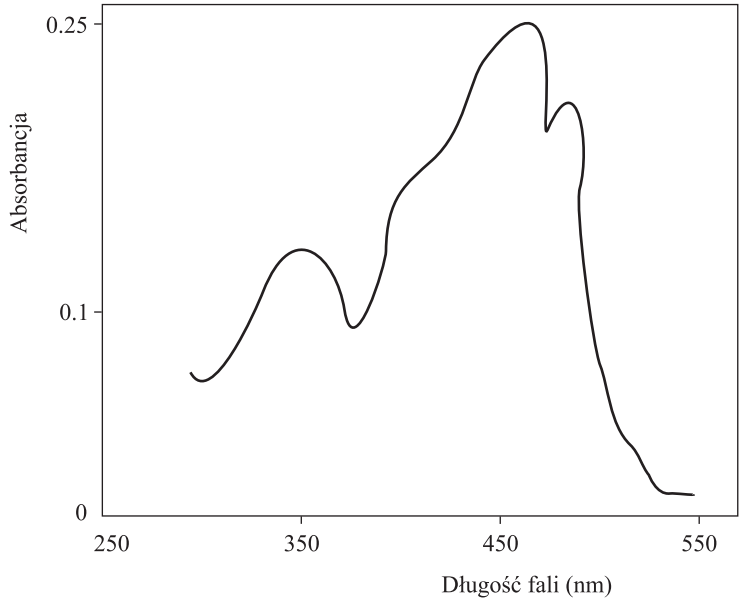
Tropizmy są to ruchy roślin zależne od kierunkowego działania bodźca. Wygięcia tropiczne organów są wynikiem różnic szybkości wzrostu przeciwległych stron organu: poddanej działaniu bodźca i przeciwległej. Ruch jest więc wynikiem nieodwracalnych kierunkowych procesów wzrostowych. Wygięcia tropiczne nie zanikają po ustaniu bodźca. Tropizmy klasyfikuje się na podstawie charakteru bodźca, który je wywołuje. Wyróżnić zatem można następujące rodzaje tropizmów powodowanych przez: światło (fototropizm), siłę grawitacji (geotropizm), czynniki chemiczne (chemotropizm), temperaturę (termotropizm), różnice w wilgotności (hydrotropizm), bodźce mechaniczne (tigmotropizm), potencjał elektryczny (elektrotropizm), zranienia (traumotropizm). Jeśli organ kieruje się **do** źródła bodźca mamy do czynienia z **tropizmem dodatnim**, jeśli zaś wychyla się w kierunku od źródła bodźca – jest to **tropizm ujemny** (rys. 135).

Fototropizm jest wynikiem przystosowania się rośliny do nierównomiernego oświetlenia. Widmo czynnościowe fototropizmu wykazuje maksimum w zakresie światła niebieskiego. Receptorem światła jest fototropina (rys. 136). Wygięcie organu (np. koleoptyla traw) w kierunku działania światła spowo-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 135. Fototropizm siewki rośliny dwuliściennej



Rys. 136. Widmo absorpcyjne fototropiny

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

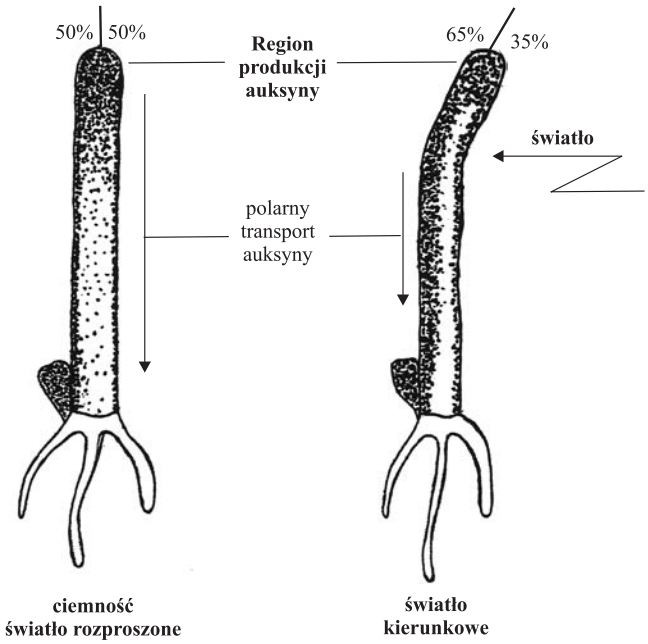
dowane jest nagromadzeniem się auksyny na zacienionej stronie koleoptyla (rys. 137). Powoduje to szybszy wzrost strony zacienionej niż naświetlonej, w rezultacie czego następuje wygięcie organu w stronę światła.

Geotropizm (grawitropizm) jest wynikiem przystosowania się roślin do bytowania w warunkach przyciągania ziemskiego. Wzrost określonego organu w kierunku środka Ziemi nazywa się geotropizmem dodatnim (np. korzenie główne). Ujemnie geotropicznie reagują natomiast np. pędy główne, gametofit mchów, owocniki i sporangiofory grzybów i inne (rys. 138). Miejscem percepcji bodźca grawitacyjnego w korzeniu jest czapeczka korzeniowa otaczająca wierzchołek wzrostu, a receptorami są **statolity** (ziarna skrobi) znajdujące się w specjalnych komórkach, tzw. statocystach. Statolity wywierają presję na cysterny reticulum endoplazmatycznego znajdujące się po „dolnej" stronie komórek czapeczki i powodują powstanie sygnału, który przenosi informację do strefy wydłużania. Sygnałem jest niesymetryczne rozmieszczenie auksyny w strefie reagującej na bodziec, a więc w strefie wydłużania. Gradient stężenia IAA ustala się zgodnie z kierunkiem grawitacji, zatem stężenie auksyny po dolnej stronie strefy wydłużania korzenia jest wysokie i staje się hamujące dla jego wzrostu. Powoduje to spowolnienie wydłużania się korzenia z tej strony i wygięcie całego organu. W mechanizmie ruchów geotropicznych ważną rolę odgrywają także jony wapnia Ca^{2+}, kwas abscysynowy, gibereliny oraz cytokininy.

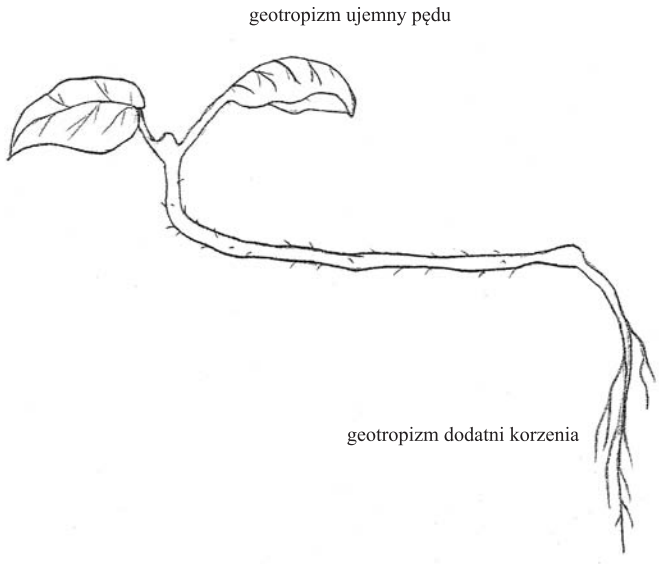
Nastie są ruchami niezależnymi od kierunku działania bodźca. Niektóre nastie są ruchami wzrostowymi (nieodwracalne), natomiast znakomita większość to ruchy turgorowe (odwracalne). Ruchy turgorowe są spowodowane różnicami turgoru poszczególnych komórek i tkanek i ustępują po ustaniu działania bodźca. Nastie są odpowiedzią rośliny na pojawienie się bodźca lub zmiany w jego natężeniu. Reakcje te nie zależą od kierunku działania bodźca, lecz są uwarunkowane przez cechy morfologiczne i fizjologiczne reagującego organu.

Do często spotykanych ruchów nastycznych wzrostowych należą **epinastie** (np. otwieranie się kwiatów) oraz **hiponastie** (np. zamykanie się kwiatów). **Fotonastie** są ruchami wywołanymi zmianą intensywności światła. Są to ruchy turgorowe liści i kwiatów obserwowane u wielu roślin. Również otwieranie i zamykanie się szparek jest fotonastycznym ruchem turgorowym. Zmiany temperaturowe powodują także otwieranie i zamykanie się kwiatów – jest

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



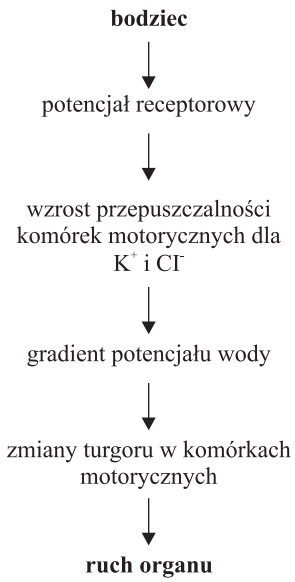
Rys. 137. Przemieszczanie się auksyn w koleoptylu traw pod wpływem kierunkowego działania światła



Rys. 138. Zjawisko geotropizmu

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

to **termonastia**. Rośliny reagują również nastycznie na związki chemiczne (np. ruch włosków chwytnych roślin owadożernych) – jest to zjawisko **chemonastii**. Występują także stosunkowo dobrze poznane ruchy sejsmonastyczne. **Sejsmonastia** jest to ruch turgorowy organu wywołany działaniem różnych bodźców: mechanicznego (np. wstrząs, dotyk), elektrycznego, termicznego, chemicznego, świetlnego. Ruchy sejsmonastyczne są spowodowane nagłą zmianą turgoru wyspecjalizowanych komórek motorycznych. Liść mimozy (*Mimosa pudica*) podrażniony przez dotknięcie, wstrząs, prąd elektryczny, wysoką temperaturę, substancje chemiczne, opuszcza się (opada) w ciągu ułamka sekundy, po czym reakcja rozprzestrzenia się na inne liście. Po kilkunastu minutach wzbudzenie ustaje i liście wracają do pozycji wyjściowej. Przyczyną ruchu liści są zmiany turgoru komórek motorycznych poduszeczki liściowej. W stanie niepobudzonym mają one pełne wysycenie wodą. W wyniku działania bodźca w komórkach liści powstają różnice potencjału błonowego, które przemieszczają się w roślinie, tworząc falę potencjału czynnościowego docierającą do komórek motorycznych jako sygnał informujący o działaniu bodźca. Sygnał ten powoduje zmianę przepuszczalności błon komórkowych, utratę turgoru i opadanie liści (rys. 139).



Rys. 139. Zjawiska prowadzące do sejsmonastii organów rośliny

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Taksje są to swobodne ruchy w przestrzeni, których kierunek zależy od kierunku działania bodźca, podobnie jak tropizmy. Taksje są jednak ruchami całych jednokomórkowych organizmów (bakterie, sinice, okrzemki, wiciowce) lub ich kolonii, a także niektórych komórek rozrodczych (pływki glonów i grzybów, gamety mszaków, paprotników i roślin nagozalążkowych) oraz organelli we wnętrzu komórek (chloroplasty). Taksje odbywają się w kierunku źródła bodźca (taksja dodatnia) lub w kierunku odwrotnym (taksja ujemna). Najbardziej znane rodzaje taksji to fototaksja u organizmów fotosyntetyzujących (niektóre bakterie, wiciowce) oraz chemotaksja u organizmów heterotroficznych (saprofity, pasożyty). Mechanizm ruchu taksji jest inny aniżeli w ruchach tropicznych i nastycznych. Komórki poruszają się za pomocą wici, w których funkcjonowaniu udział biorą białka (tubuliny) oraz energia metaboliczna (ATP). Ruchy organelli są wynikiem uruchomianego przez określony bodziec ruchu cytoplazmy.

- **Ruchy autonomiczne**

Ruchy autonomiczne są niezależne od działania bodźców środowiskowych, a zachodzą wskutek nierównomiernego wzrostu organu (ruchy nutacyjne i owijanie się roślin wokół podpór) bądź zmian turgorowych (nyktinastie).

Ruchy nutacyjne to ruchy wzrostowe pędów, liści i wąsów czepnych. Często mają za cel odszukanie podpory (wąsy czepne) względnie żywiciela (kanianka).

Nyktinastie (tzw. ruchy senne) wykonywane są przez liście, płatki kwiatowe i pręciki niezależnie od zmian oświetlenia i temperatury. Są pod kontrolą zegara biologicznego, który generuje rytm tych ruchów. Mechanizm nyktinastii związany jest ze zmianami turgoru w komórkach motorycznych poduszeczek zlokalizowanych przy podstawie lub wierzchołku ogonków liściowych.

Ruchami autonomicznymi są także ruchy wywołane zmianami czynników fizycznych w roślinie (tzw. ruchy mechaniczne). Należą do nich ruchy **kohezyjne** wynikające z sił kohezji cząsteczek wody w niektórych organach podlegających wysuszaniu (np. otwieranie puszek mchów, zarodni paprotników i worków pyłkowych roślin nasiennych). Także ruchy **higroskopijne** są wynikiem pęcznienia bądź utraty wody przez ściany komórkowe, np. otwieranie torebek nasiennych, otwieranie strąków roślin motylkowych czy rozchylanie

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

się łusek szyszek sosny czy świerka. Ruchy te powstają wskutek wysychania lub pęcznienia komórek o grubych ścianach celulozowych. Takie komórki występują w warstwie zewnętrznej łusek szyszki. W wyniku kolejnego wysychania, a następnie pęcznienia ścian w komórkach powstają nierównomierne napięcia i w rezultacie dochodzi do pękania szyszek. Podczas słonecznych dni wysychające szyszki gwałtownie się otwierają, co umożliwia wyrzucanie nasion i ich lepsze rozprzestrzenianie się. Wzrost wilgotności szyszki powoduje natomiast pęcznienie grubych ścian łuski szyszki i jej zamknięcie.

Znane są także ruchy **eksplozyjne**, które są wynikiem powstawania określonych napięć mechanicznych między silnie pobierającym wodę organem a stabilnymi tkankami mechanicznymi występującymi w tym organie. Powstałe napięcie prowadzi do rozerwania organu (sporangiów, pylników, owoców) z równoczesnym wyrzuceniem na zewnątrz zawartości (zarodników, ziaren pyłku, nasion).

Ruchy roślin są więc przejawem przystosowania się organizmu do warunków środowiskowych. Tropizmy umożliwiają optymalne reakcje rośliny na decydujące o jej funkcjonowaniu warunki zewnętrzne, których przejawem jest dążenie pędu do światła czy korzeni do wody. Nastie występują bardzo często u kwiatów. Umożliwiają one wybór optymalnych do zapylenia warunków świetlnych i termicznych. Taksje umożliwiają organizmom plechowym oraz gametom roślin osiowych wybór sprzyjających warunków funkcjonowania. Ruchy autonomiczne zapewniają roślinom znalezienie podpory i funkcjonowanie organizmu w zgodzie z sygnałami zegara biologicznego. Ruchy higroskopowe służą głównie do rozprzestrzeniania nasion i zarodników w sprzyjających warunkach atmosferycznych.

Dzięki różnorakim ruchom organów rośliny, w tym drzewa, są w stanie przystosowywać się do zmieniających się warunków zewnętrznych i funkcjonować w różnych biocenozach.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Rozdział 6 | *Metabolizm drzew*

6.1. Gospodarka wodna

Gospodarka wodna rośliny to procesy fizyczne i metaboliczne związane z pobieraniem, transportem i wydalaniem przez roślinę wody. Woda spełnia w roślinie szereg ważnych funkcji, warunkując tym samym właściwy przebieg procesów metabolicznych (fizjologicznych, biochemicznych). Najważniejsze funkcje wody to:

1) stanowi ilościowo ważny składnik rośliny; zawartość wody w różnych organach drzew waha się średnio w granicach od kilku do 90% masy rośliny (tab. 4);
2) jest rozpuszczalnikiem i medium, w którym zachodzą reakcje biochemiczne oraz transport związków organicznych i soli mineralnych w obrębie ciała rośliny;
3) jest substratem (surowcem) w wielu ważnych reakcjach biochemicznych, jak fotosynteza czy hydroliza skrobi; dzięki dużemu ciepłu właściwemu i ciepłu parowania uczestniczy także w utrzymaniu odpowiedniej temperatury rośliny;
4) wpływa na odpowiedni kształt i wygląd rośliny; dzięki wysyceniu struktur morfologicznych powoduje stan turgescencji (jędrności), co ma istotne znaczenie w procesach wzrostowych oraz ruchach komórek i organów (np. ruchy aparatów szparkowych, ruchy nastyczne liści).

Woda jest bardzo dynamicznym składnikiem rośliny. Na 100 g pobranej wody, 99 g wyparowuje, w roślinie pozostaje zatem związany jedynie 1 g wody. Ilość wody, która przez roślinę, zwłaszcza drzewo, przepływa, jest więc wielokrotnie większa od ilości wody w roślinie zawartej. Brak wody w środowisku i zmniejszenie się jej zawartości w roślinie prowadzi do więdnięcia i zahamowania procesów życiowych. Jej dostępność jest także jednym z zasadniczych czynników decydujących o rozprzestrzenianiu się roślin na Ziemi.

Woda odgrywa tak ważną rolę w życiu każdego żywego organizmu, ponieważ ma cały szereg właściwości ważnych z punktu widzenia jego funkcjonowania. Właściwości te to:

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Tab. 4. Zawartość wody w różnych organach drzew

Rośliny (organy)	Zawartość wody (%)
1. **Korzenie** (młode wierzchołki)	
Pinus taeda	90
2. **Liście**	
Pinus taeda	61
Pinus silvestris	62
3. **Drewno**	
Abies alba	40
Populus tremula	44
Quercus robur	38
Pinus silvestris	42
Picea abies	43
4. **Owoce**	
Quercus robur (żołądź)	37
5. **Nasiona**	
Pinus silvestris	8
Pinus strobus	7
Pinus palustris	7

1) mała gęstość i ciężar molarny,
2) wysokie ciepło właściwe, ciepło parowania i krzepnięcia,
3) wysokie napięcie powierzchniowe i spójność (kohezja),
4) zdolność do rozpuszczania prawie wszystkich związków chemicznych, co warunkuje ich włączenie w procesy metaboliczne.

Rośliny lądowe czerpią wodę przede wszystkim z gleby. Ilość wody w glebie zależy od jej budowy geologicznej, właściwości fizycznych i chemicznych oraz od opadów atmosferycznych.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

W glebie występują niedostępne i dostępne dla roślin frakcje wody. Frakcje niedostępne to woda higroskopijna i błonkowata. Są one trwale fizycznie związane z cząstkami gleby. Woda **higroskopijna** powleka cząstki glebowe i jest przez nie utrzymywana z dużą siłą, woda **błonkowata** stanowi dalsze na zewnątrz warstwy wody, przyciągane jednak ciągle z wielką siłą przez cząsteczki gleby. Siły przyciągania są większe od sił ssących korzeni, w związku z czym te rodzaje wody są dla roślin niedostępne. Frakcje wody w glebie dostępne dla roślin to woda kapilarna i grawitacyjna. Woda **kapilarna** wypełnia system wąskich przewodów (kapilar) między cząsteczkami gleby, woda **grawitacyjna** zaś wypełnia większe (niekapilarne) przestwory glebowe. Woda kapilarna, w odróżnieniu od grawitacyjnej, nie reaguje na siłę ciążenia, w związku z czym jest najbardziej stała i przystępna dla roślin. Kapilary glebowe wypełniają się wodą pochodzącą zarówno z opadów atmosferycznych, jak i z podsiąkania wody gruntowej. Ciągi wody w kapilarach glebowych utrzymują się dzięki dużym siłom kohezji między cząsteczkami wody. Ciągi te jednak mogą ulec rozerwaniu przy zbytniej suchości gleby.

Maksymalna ilość wody, jaką gleba może utrzymać trwale, to tzw. **polowa pojemność wodna** gleby, natomiast zawartość wody w glebie, przy której rośliny zaczynają więdnąć, to tzw. **punkt trwałego więdnięcia**. Jest to sytuacja, w której nie ma w glebie wody dostępnej dla roślin, tzn. wody kapilarnej i grawitacyjnej. Punkt trwałego więdnięcia zależy od rodzaju gleby, inny jest na glebach gliniastych i ilastych, a inny na glebach piaszczystych.

Drzewa rosnące na glebach o wysokim poziomie wody gruntowej mają zazwyczaj słabo rozwinięty i płytki system korzeniowy. Jest to zjawisko niepomyślne, ponieważ możliwe są zmiany poziomu wody gruntowej, pociągające za sobą deficyt dostępności wody. Woda odgrywa ważną rolę na wszystkich poziomach strukturalnych rośliny, od poziomu molekularnego do populacyjnego. Gospodarka wodna zostanie zatem omówiona osobno na poziomie komórki oraz całego organizmu.

6.1.1. Woda w komórce roślinnej

W komórce roślinnej wyróżnić można trzy frakcje wody: wodę strukturalną, wodę wnętrza komórki oraz wodę środowiska zewnętrznego komórki.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Woda strukturalna to woda związana z makrocząsteczkami ważnych biologicznie związków organicznych (białka, kwasy nukleinowe, cukrowce, inne) oraz z niektórymi strukturami komórkowymi (np. błony biologiczne). Woda otacza je, tworząc otoczki hydratacyjne, bądź jeszcze silniej związana, staje się ich chemicznym składnikiem budulcowym.

Woda wnętrza komórki występuje w stanie wolnym, wypełniając przestrzenie niezajęte strukturami komórkowymi. Woda ta jest fazą rozpraszającą dla substancji chemicznych, które stanowią fazę rozproszoną. Substancje rozproszone w zależności od rozmiarów tworzą z wodą **zawiesiny** (powyżej 100 nm), **koloidy** (1–100 nm) oraz **roztwory** (0,1–1 nm).

Woda środowiska zewnętrznego otacza komórki w tkankach i organach (apoplaście). Stanowi rozcieńczony roztwór substancji nieorganicznych i organicznych, pełniąc funkcje nośnika substancji odżywczych oraz sygnałów przekazywanych w obrębie ciała rośliny.

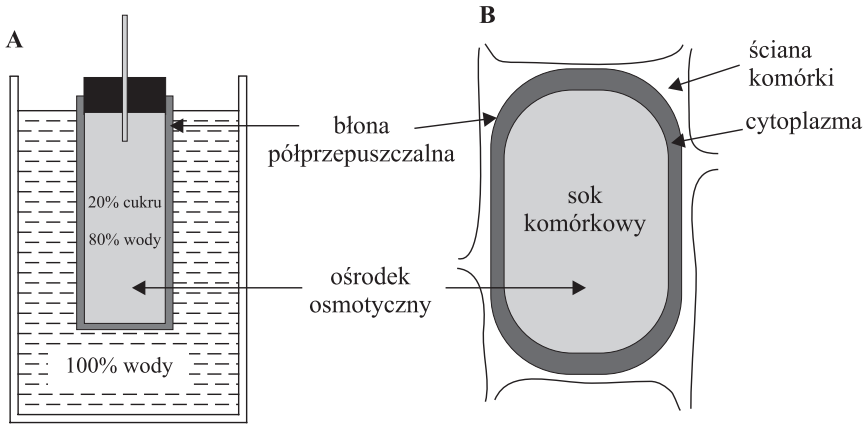
Zjawiska osmotyczne

Komórki roślinne mają zdolność pobierania oraz wydalania wody. Podstawową rolę odgrywają procesy dyfuzji, osmozy i pęcznienia.

W komórce cząsteczki wody znajdują się ciągle w ruchu uwarunkowanym ich energią kinetyczną zależną od temperatury. Cząsteczki wody przemieszczają się z obszarów komórki, w których stężenie wody jest większe, do obszarów o stężeniu mniejszym, tzn. zgodnie z gradientem stężenia. Jest to proces **dyfuzji**, dążący do jednolitego rozmieszczenia cząsteczek wody, czyli wyrównania stężeń. Ponieważ w komórce roślinnej występują różne półprzepuszczalne błony biologiczne, toteż dyfuzja zamienia się w osmozę. **Osmoza** jest to dyfuzja wody przez błonę półprzepuszczalną oddzielającą dwa obszary komórki o różnych stężeniach wody (rys. 140). W wyniku osmozy zachodzi zatem w komórce ruch wody w kierunku obszarów, gdzie znajdują się roztwory o większym stężeniu, czyli mniejszej zawartości czystej (100%) wody. Kierunek przenikania wody w procesie osmozy jest więc zgodny z prawami dyfuzji i istniejącym gradientem stężenia czystej wody. Tak więc w wyniku osmozy zachodzi w komórce ruch wody przez półprzepuszczalną błonę biologiczną w kierunku od większego stężenia czystej wody do jej mniejszego stężenia. W migracji wody przez błonę biorą udział specjalne białka – akwoporyny.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Białka te tworzą kanały w błonach komórkowych, w których przemieszcza się woda, np. z cytoplazmy do wakuoli, a także przepływ w obrębie symplastu, czyli zbioru sąsiadujących komórek połączonych plazmodesmami.



Rys. 140. Komórka roślinna (B) jako układ osmotyczny w porównaniu z osmometrem (A)

W obrębie apoplastu zaś (niezdrewniałe ściany i przestwory międzykomórkowe) główną rolę w migracji wody odgrywa dyfuzja. Na drodze dyfuzji wyparowuje także para wodna z liścia (transpiracja) oraz odbywa się wymiana gazowa (CO_2 i O_2) w procesach fotosyntezy i oddychania. Osmoza natomiast odgrywa podstawową rolę w obiegu wody w obrębie komórki i tkanki, a także w trakcie pobierania wody przez korzenie, przepływu wody między apoplastem i symplastem, wnikaniu wody do tkanek przewodzących, wzroście komórek oraz funkcjonowaniu aparatów szparkowych.

Dla określenia stanu uwodnienia komórki oraz możliwości pobrania lub oddania przez nią wody stosuje się pojęcie potencjału osmotycznego (P), siły ssącej (S) oraz potencjału wody (Ψ).

Komórki roślinne zawierają roztwory o różnym stężeniu. Roztwory te oddzielone są półprzepuszczalnymi błonami. Następuje zatem osmotyczne przemieszczanie się wody przez błony. W roztworach oddzielonych od siebie błonami pojawia się deficyt cząsteczek wody. Następuje więc osmotyczny dopływ wody, a intensywność tego dopływu zależy do pojawiających się sił osmotycznych, mających charakter ciśnienia zwanego **potencjałem osmotycznym** (P).

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Osmotyczne przemieszczanie się wody może być zatem zrównoważone przez potencjał osmotyczny komórki. Potencjał osmotyczny jest tym większy, im większe jest stężenie roztworu komórkowego i stopień jego dysocjacji. Potencjał osmotyczny jest miarą siły, z jaką roztwór ssie wodę i może być wyrażany w atmosferach. Roztwór o wyższym potencjale osmotycznym nosi nazwę **hipertonicznego**, w przeciwieństwie do roztworu o niższym potencjale osmotycznym, czyli roztworu **hipotonicznego**. Termin **izotoniczny** oznacza roztwory o jednakowym potencjale osmotycznym.

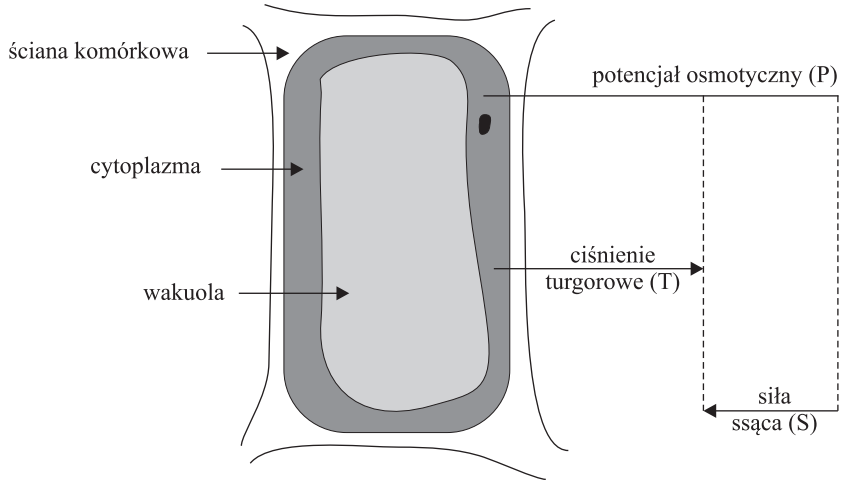
Potencjał osmotyczny (wartość osmotyczna) komórki roślinnej jest to więc siła, z jaką woda dąży do wyrównania swego stężenia w komórce bądź potencjalna możliwość pobrania wody przez komórkę. Roślina może w pewnych granicach regulować potencjał osmotyczny komórki. Podniesienie potencjału osmotycznego następuje przez doprowadzenie do komórek związków osmotycznie czynnych (np. asymilatów), przebudowę wewnątrz komórki nierozpuszczalnych związków wielkocząsteczkowych na związki rozpuszczalne (np. rozkład skrobi do glukozy) oraz wzrost dysocjacji elektrolitów. Komórka zawiera zawsze substancje osmotycznie czynne (elektrolity, cukry proste, inne związki organiczne) i w zależności od ich stężenia ma odpowiedni potencjał osmotyczny, który można wyrazić w atmosferach.

Jeśli komórkę umieści się w czystej wodzie, to zachodzić będzie osmoza, czyli dyfuzja wody przez ścianę komórkową, błonę komórkową (plazmolemę), warstwę cytoplazmy, błonę wakuoli (tonoplast), aż do wakuoli (rys. 141). Siła, z jaką woda będzie wnikać do komórki, nosi nazwę siły ssącej. Siła ssąca (S) komórki równa się potencjałowi osmotycznemu (P) pomniejszonemu o wartość turgoru (T), tzn. napięcia ściany i błony komórkowej: S = P–T. Przy małym wysyceniu wodą (T = 0) siła ssąca komórki jest najwyższa i równa się potencjałowi osmotycznemu (S = P). Natomiast jeśli wysycenie wodą (turgor) jest bardzo duże, to ciśnienie turgorowe (T) równoważy potencjał osmotyczny (T = P). W takiej sytuacji siła ssąca komórki zanika (S = 0). Przypadek, kiedy siła ssąca równa się potencjałowi osmotycznemu (S = P), występuje u roślin zwiędniętych, które dzięki dużej sile ssącej intensywnie pobierają wodę. Natomiast przypadek, kiedy maksymalne wartości przyjmuje turgor (pełna turgescencja, T = P, S = 0), występuje u roślin wodnych całkowicie zanurzonych w wodzie. W warunkach lądowych rośliny nigdy nie mają pełnego turgoru, ponieważ następują straty wody wywołane transpiracją. Rośliny lądowe mają

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

zatem zawsze określoną siłę ssącą, która umożliwia wymianę wody pomiędzy komórkami oraz pobieranie wody przez korzenie z gleby.

Pojęcie siły ssącej może być zastąpione pojęciami: potencjał chemiczny wody oraz potencjał wody (ujęcie termodynamiczne).



Rys. 141. Siła ssąca (S), ciśnienie turgorowe (T) i potencjał osmotyczny (P)

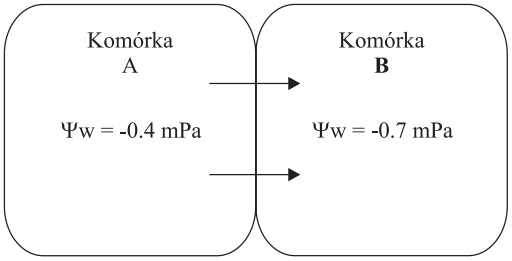
Potencjał chemiczny wody jest to ilość energii swobodnej cząsteczek wody w dowolnym układzie. Wielkość ta jest miarą zdolności jednego mola wody do wykonania pracy transportu i zależy od ciśnienia, temperatury oraz liczby cząsteczek substancji w niej rozpuszczonych. Ponieważ wyznaczenie bezwzględnych wartości potencjału chemicznego wody jest trudne, toteż stosuje się pojęcie **potencjału wody** (Ψ_w), który jest różnicą pomiędzy potencjałem chemicznym wody w roztworze (μw) i potencjałem chemicznym czystej wody (μow) podzielonym przez molową objętość wody (Vw)

$$\Psi_w = \frac{\mu w - \mu_{0w}}{Vw}$$

Potencjał wody w roztworze jest zawsze ujemny. Ruch wody odbywa się zatem zgodnie z gradientem jej potencjału, tzn. z obszarów o wyższym (mniej

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

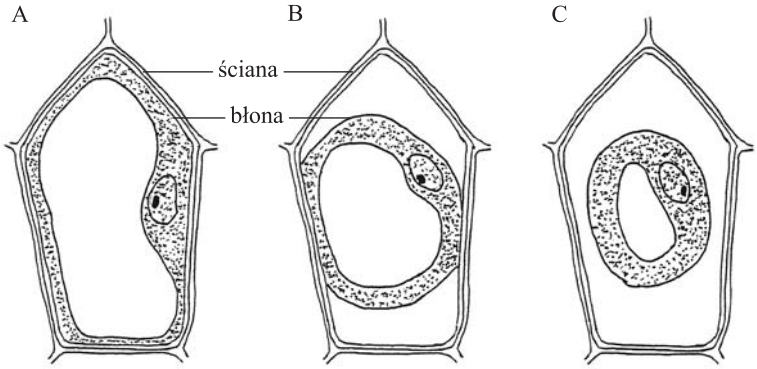
ujemnym) do obszarów o niższym (bardziej ujemnym) potencjale (rys. 142). Oznacza to ruch wody w kierunku obszarów o większym stężeniu substancji rozpuszczonych, czyli o mniejszym stężeniu „czystej" (100%) wody. Woda przepływa zatem zgodnie z gradientem jej potencjału. Im bardziej roztwór jest stężony, tym niższy jego potencjał wody. Gdy półprzepuszczalna błona rozdziela dwa roztwory o różnych stężeniach, a więc i różnych potencjałach wody, będzie ona migrować do roztworu o niższym potencjale wody, tzn. o większym stężeniu substancji w niej rozpuszczonych. Po pewnym czasie ustali się równowaga dynamiczna, czyli potencjały obu roztworów zrównają się. Ich wartości będą mniejsze od zera, ponieważ są to roztwory, a nie czysta woda. Potencjał wody w komórce (Ψ_w) i siła ssąca komórki (S) mają taką samą wartość, ale przeciwny znak ($\Psi_w = -S$).



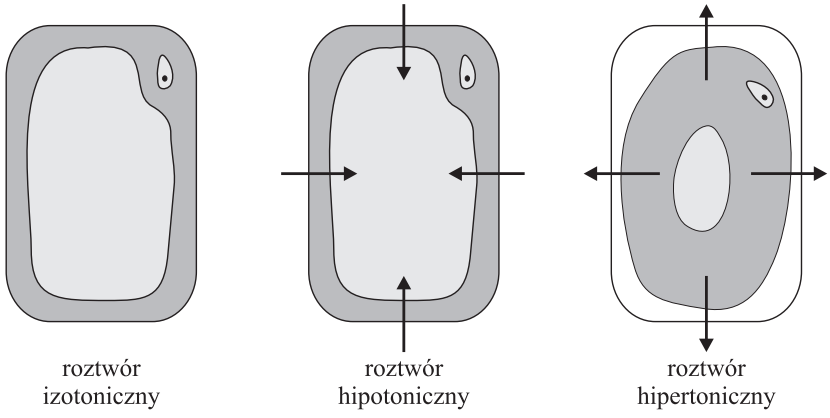
Rys. 142. Kierunek przepływu wody (→) między komórkami różniącymi się wielkością potencjału wody

W obrębie tkanki komórki mogą mieć różne potencjały wody. Ruch wody między sąsiadującymi ze sobą komórkami odbywa się zawsze z komórki o wyższym potencjale wody (mniej ujemnym) do komórki o niższym potencjale wody (bardziej ujemnym). Doprowadzić to może do wystąpienia w komórce oddającej wodę stanu **plazmolizy** (rys. 143). Jeśli na zewnątrz tej komórki znajduje się roztwór hipertoniczny (o dużym stężeniu) to silne kurczenie się protoplastu może doprowadzić do oderwania się go od ściany komórkowej. Prowadzi to do śmierci komórki. Jeśli jednak proces zostanie przerwany, a komórka znajdzie się w roztworze **hipotonicznym** (o stężeniu mniejszym), następuje zjawisko **deplazmolizy**, woda zaczyna wnikać ponownie do komórki, która wraca do stanu wyjściowego. Jeśli komórka znajduje się w roztworze **izotonicznym** (o podobnym stężeniu), wtedy zjawiska osmotyczne nie występują (rys. 144).

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 143. Plazmoliza komórki: (A) komórka przed plazmolizą (w stanie turgoru), (B) komórka splazmolizowana, (C) komórka martwa



Rys. 144. Kierunek ruchu wody (→) w komórkach znajdujących się w roztworach zewnętrznych o różnych stężeniach

W komórkach roślinnych występuje także proces pęcznienia. **Pęcznienie** (imbibicja) jest to proces uwodnienia (hydratacji) koloidów, w wyniku czego zwiększa się masa i objętość komórki. Pęcznienie jest wynikiem uwodnienia koloidów oraz obecności zjawisk kapilarnych. W protoplazmie komórki przeważa pęcznienie koloidów, w ścianie komórkowej zaś występują zjawiska kapilarne, polegające na wypełnianiu wodą przestrzeni między mikrofibry-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

lami celulozy i przestrzeni międzymicelarnych. Pęcznieniu podlegają białka, polisacharydy (skrobia, celuloza), ich pochodne (substancje pektynowe, hemicelulozy) oraz lignina. W niektórych organach rośliny pęcznienie jest głównym sposobem pobierania wody. Tak jest np. w nasionach. Procesy pęcznienia i osmozy są do siebie zbliżone. Ciśnienie, dzięki któremu woda przedostaje się do ośrodka pęcznienia, jest wynikiem potencjału wody (Ψ_w), podobnie jak w przypadku osmozy. Pęcznienie jest więc pobieraniem wody bez udziału błon komórkowych. Znaczenie tego procesu jest szczególnie duże w kiełkowaniu nasion, pęcznienie bowiem umożliwia pobranie dużych ilości wody jeszcze przed uruchomieniem procesów osmotycznych. To jest przyczyną rozpoczęcia w nasieniu procesów metabolicznych, co prowadzi do aktywności zarodka, pęknięcia okrywy nasiennej i rozpoczęcia rozwoju młodej siewki. Pęcznienie odgrywa także ważną rolę w gospodarce wodnej liścia powiązanej z procesem transpiracji (dyfuzji pary wodnej z wnętrza liścia do atmosfery). Ogólnie rzecz biorąc, siły pęcznienia znacznie przewyższają siły osmotyczne.

Zjawiska osmotyczne i pęcznienie odgrywają ważna rolę w komórce oraz w funkcjonowaniu rośliny z kilku powodów:

1) umożliwiają pobieranie wody z gleby przez korzenie,
2) powodują uwodnienie komórek, tkanek i organów,
3) są przyczyną powstania stanu turgoru komórek, co nadaje roślinie określony kształt,
4) powodują wakuolizację komórek, co jest ważnym zjawiskiem w procesach wzrostowych,
5) wysokie stężenie osmotyczne soku komórkowego zwiększa odporność roślin na niesprzyjające warunki środowiska.

6.1.2. Woda w organizmie roślinnym

Drzewa pobierają wodę wraz z solami mineralnymi za pomocą systemu korzeniowego. Woda wchłonięta z gleby przekazywana jest do tkanki przewodzącej korzenia, a następnie rozprowadzana wiązkami przewodzącymi po całym organizmie roślinnym. Istnieje ścisła współzależność między pobieraniem, transportem i wyparowywaniem (transpiracją) wody. Zarówno pobieranie, jak i transport wody w roślinie uzależnione są od procesu transpiracji.

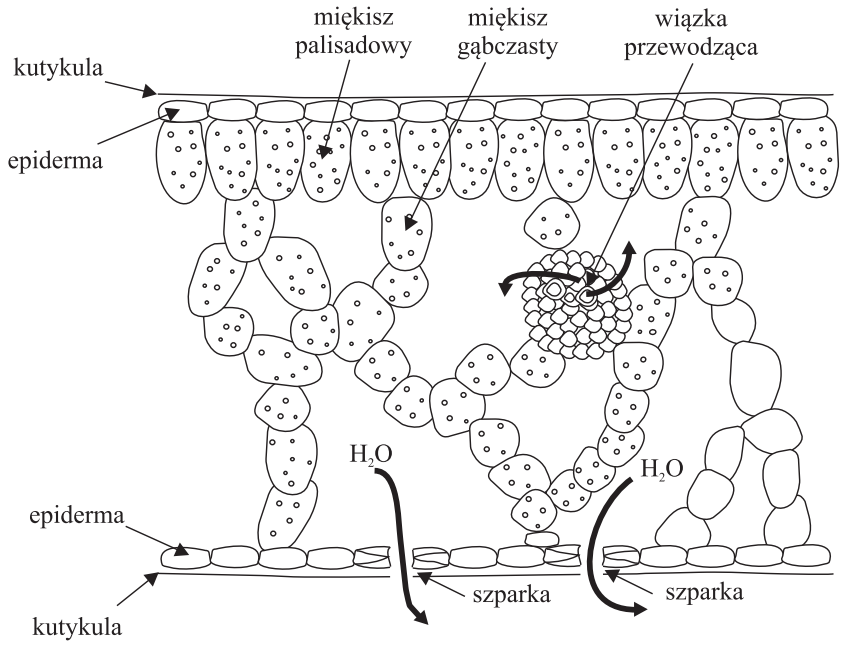
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Transpiracja

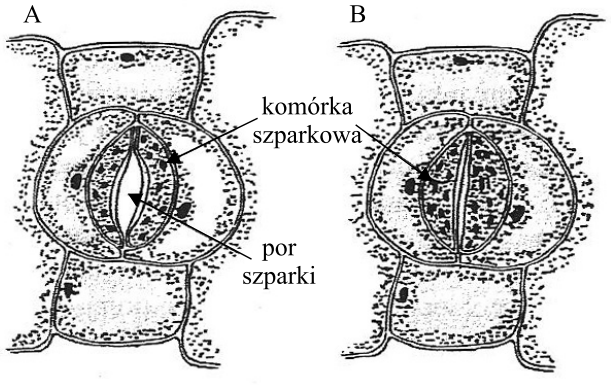
Transpiracja jest to wyparowywanie wody w postaci gazowej przez rośliny. Parowanie powoduje, że cząsteczki wody mające większą energię kinetyczną przechodzą z fazy ciekłej do gazowej. Parowanie następuje przy niedosycie wody w atmosferze i jest uzależnione od temperatury. Transpiracja jest to proces fizjologiczny czynnie regulowany przez roślinę. U roślin naczyniowych głównym organem transpirującym jest liść, w którym wyróżnić można dwie powierzchnie parowania. Powierzchnia zewnętrzna to górna i dolna epiderma, natomiast powierzchnia wewnętrzna to komórki miękiszu palisadowego i gąbczastego graniczące z przestworami międzykomórkowymi. W związku z istnieniem w liściu dwóch powierzchni parowania wyróżnić można także dwa rodzaje transpiracji: kutikularną (nabłonkową) oraz szparkową. U drzew istnieją jeszcze tzw. szparki przetchlinkowe łodyg (gałęzi), przez które także para wodna wyparowywuje do atmosfery.

Transpiracja **kutikularna** to parowanie wprost z zewnętrznej powierzchni liścia, czyli ze skórki pokrytej kutikulą. Kutikula składa się z celulozy, wosku i kutyny. Warstwa kutikuli jest słabo przepuszczalna dla gazów i wody, ma jednak ograniczoną zdolność pęcznienia ze względu na hydrofilowe właściwości celulozy. Napęczniała kutikula oddaje część wody w postaci pary do atmosfery i pobiera jednocześnie nowe porcje wody z komórek skórki. Transpiracja kutikularna ma ograniczony zasięg i przeciętnie nie przekracza 10% całości parowania, zatem główną rolę u drzew odgrywa transpiracja **szparkowa**. Proces ten składa się z dwóch związanych ze sobą etapów: parowania wody z powierzchni komórek miękiszu gąbczastego i palisadowego (mezofilu) do przestworów międzykomórkowych oraz dyfuzji powstałej pary wodnej przez szparki do atmosfery (rys. 145). Szybkość parowania wody z powierzchni wewnętrznej liści (która jest wielokrotnie większa od powierzchni zewnętrznej liścia) zależy od niedosytu pary wodnej w przestworach międzykomórkowych, natomiast szybkość dyfuzji pary wodnej przez szparki jest uzależniona od dyfuzyjnego gradientu zawartości pary wodnej między wnętrzem liścia a atmosferą zewnętrzną. Intensywność transpiracji szparkowej zależy także od liczby, rozmieszczenia i stopnia rozwarcia szparek. W liściach istnieją wewnętrzne mechanizmy powodujące ruchy (otwieranie i zamykanie) aparatów szparkowych. W skład aparatu szparkowego wchodzą komórki szparkowe, przyszparkowe oraz zespół komórek

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 145. Transpiracja pary wodnej z liścia

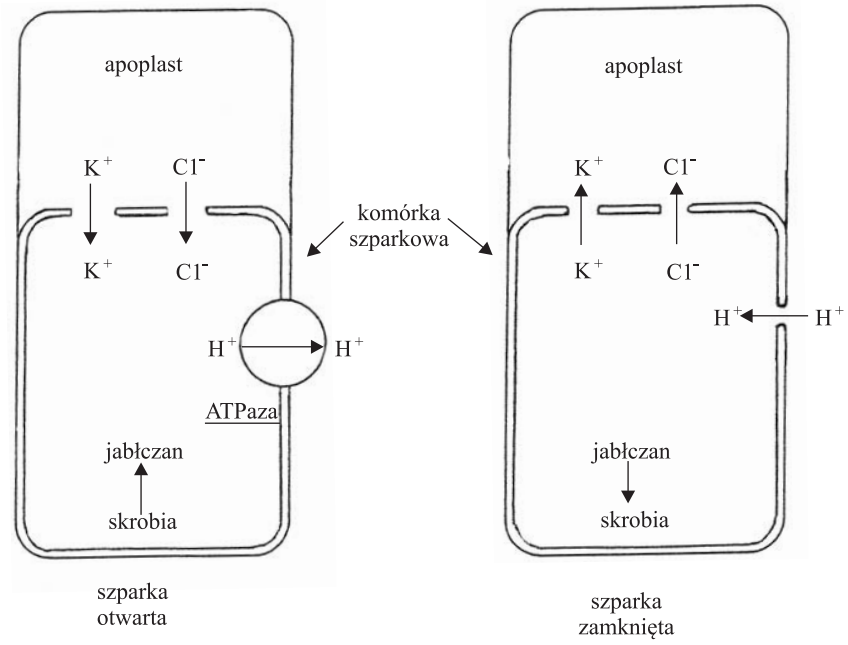


Rys. 146. Aparat szparkowy otwarty (A) i zamknięty (B)

otaczających (rys. 146). Pomiędzy komórkami szparkowymi istnieje przestwór międzykomórkowy, por szparki, który może być otwarty lub zamknięty. Szparki u większości roślin są zamknięte w nocy i otwarte w czasie dnia. Bezpośrednią przyczyną otwierania i zamykania się szparek są zmiany turgoru w aparacie

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

szparkowym, co związane jest ze zmianami w nim wartości potencjału wody. Utrata turgoru powoduje zwiotczenie ścian komórkowych, zmianę kształtu komórek szparkowych i zamknięcie szparek. Dopływ wody (wzrost turgoru) powoduje proces odwrotny, którego konsekwencją jest pojawienie się otworu szparkowego i otwarcie się szparki. Komórki szparkowe zawierają chloroplasty i ziarna skrobi, zachodzi więc w nich proces fotosyntezy. Mechanizm ruchu aparatów szparkowych wiąże się z przemieszczaniem się jonów potasowych (K^+) i chlorkowych (Cl^-) i uruchomieniem przemian związków organicznych (jabłczan) w obrębie aparatu szparkowego (rys. 147), co związane jest z działaniem pompy protonowej w plazmolemie komórek szparkowych. Stopień otwarcia szparek zależy od współdziałania kilku czynników, takich jak światło, dostępność wody, stężenie CO_2 wewnątrz liścia oraz równowaga hormonalna. U większości roślin światło, obecność wody i małe stężenie CO_2 wewnątrz liścia stymulują otwarcie szparek, natomiast ciemność, niedostatek wody, podwyższona zawartość kwasu absysynowego (ABA), zwiększone stężenie CO_2 w liściach, prowadzą do zamknięcia się szparek.



Rys. 147. Mechanizm otwierania się i zamykania szparki

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Gęstość rozmieszczenia aparatów szparkowych w liściu zależy od gatunku rośliny i waha się w szerokich granicach (100–1000 na 1 mm^2 powierzchni liścia), zatem liść przeciętnej wielkości ma kilka milionów szparek. Powierzchnia otwartych szparek stanowi zazwyczaj od 1 do 5% ogólnej powierzchni liścia. Mimo to jednak intensywność transpiracji szparkowej jest zbliżona do szybkości parowania ze swobodnej powierzchni wody tej samej wielkości co liść. Wynika to z prawa Stephana (1881 r.), które głosi, że intensywność dyfuzji gazu przez małe otworki jest proporcjonalna do ich średnicy, a nie powierzchni. Tak więc dyfuzja pary wodnej przez szparki może zachodzić z taką samą intensywnością, jak gdyby nie było skórki liścia z kutikulą, a dostęp do wnętrza liścia był całkiem swobodny.

Miernikiem procesu wyparowywania jest **intensywność transpiracji**, a więc ilość wyparowanej wody z określonej powierzchni liścia (1 dm^2) w określonym czasie (1 h). Jednostką transpiracji jest $g \cdot dm^{-2} \cdot h^{-1}$. Na ogół intensywność transpiracji waha się w granicach od 0,1 do 3 $g \cdot dm^{-2} \cdot h^{-1}$. Ponieważ ogólna powierzchnia liścia u niektórych roślin, zwłaszcza drzew, jest bardzo duża, to ilość wyparowanej wody jest także duża. Na przykład klon wysokości około 15 m, mający około 180 tysięcy liści o łącznej powierzchni około 0,4 ha, może wyparować w ciągu godziny około 250 kg wody. Intensywność transpiracji jest regulowana zarówno przez czynniki wewnętrzne (liczba i rozmiary liści, struktura anatomiczna, wykształcenie i wielkość systemu korzeniowego), jak i czynniki zewnętrzne (światło, temperatura, wilgotność powietrza, dostępność wody gruntowej, wiatr, stężenie CO_2). W zastosowaniu jest także **współczynnik transpiracji**, a więc ilość wyparowanej wody na 1 g przyrostu suchej masy rośliny w okresie wegetacji.

Transpiracja w warunkach naturalnych jest w nocy zahamowana, szparki są zamknięte. W dzień wraz z rosnącą intensywnością oświetlenia oraz wzrostem temperatury szparki się otwierają i transpiracja rośnie, osiągając maksymalne wartości w godzinach popołudniowych, następnie maleje i w nocy zanika (rys. 148). Od tej generalnej zasady odbiegają tylko nieliczne rośliny, tzw. kwasowe (CAM), które otwierają szparki w nocy.

Transpiracja jest przyczynowo związana z budową i obecnością szparek u roślin naczyniowych (pojawiają się u paprotników). Wywiera ona na rośliny wpływ zarówno dodatni, jak i ujemny.

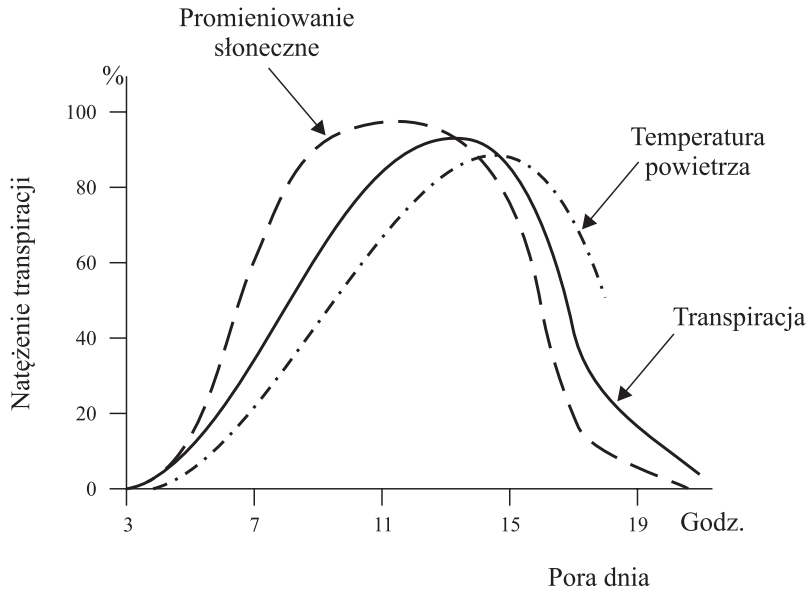
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Wpływ dodatni transpiracji to:

1) uruchomienie kohezyjnego mechanizmu pobierania i transportu wody w roślinie,
2) ułatwianie pobierania i transportu substancji mineralnych od korzeni do liści i wierzchołków pędów,
3) obniżanie temperatury liści i ochrona przed przegrzaniem.

Wpływ ujemny transpiracji to olbrzymie straty wody, które roślina ciągle musi uzupełniać.

Transpiracja szparkowa jest więc nieuniknionym „złem koniecznym", rezultatem powstania szparek u roślin osiowych jako przystosowania się ich do doskonalenia wymiany gazowej (pobierania CO_2 i wydalania O_2), a więc zwiększenia intensywności fotosyntezy i oddychania. Konsekwencją pojawienia się szparek było także uruchomienie procesu transpiracji. Rośliny naczyniowe mogą się dobrze jednak rozwijać także w warunkach silnego ograniczenia transpiracji (np. w szklarni czy hali wegetacyjnej), a rośliny plechowe i mszaki w ogóle szparek nie mają.



Rys. 148. Dobowe zmiany intensywności transpiracji na tle zmian oświetlenia i temperatury

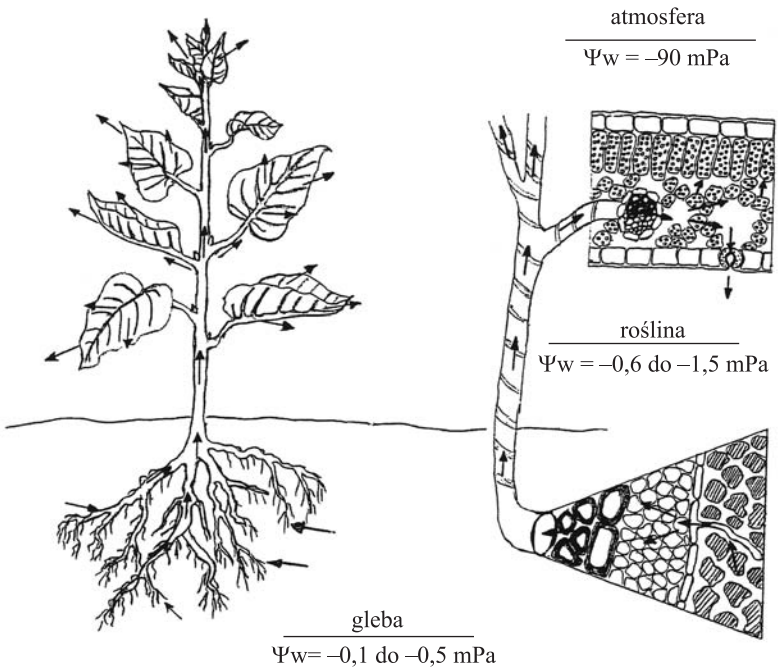
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Mechanizmy pobierania i transportu wody

Olbrzymie ilości wody, które roślina traci w procesie transpiracji, muszą być uzupełniane wodą pobieraną z gleby za pośrednictwem systemu korzeniowego. Aby sprostać zadaniu, musi być on odpowiednio rozwinięty. Całkowita powierzchnia korzeni przewyższa zazwyczaj wielokrotnie powierzchnię organów nadziemnych. Dzięki obecności włośników powierzchnia chłonna korzenia jest wydatnie zwiększona i włośniki penetrują szczelinki i kapilary między cząsteczkami gleby, wysysając wodę z solami mineralnymi. Woda jest zatem pobierana z gleby i rozprowadzana po całym organizmie wiązkami przewodzącymi, które ciągną się wzdłuż korzeni, łodyg i liści. Woda w postaci pary wodnej jest w końcu wyparowana do atmosfery w procesie transpiracji. Istnieje zatem ciągłość między wodą glebową, wodą w organizmie rośliny oraz parą wodną w przestrzeniach międzykomórkowych liści. Woda w glebie i roślinie znajduje się w postaci cieczy. W parę wodną zamienia się dopiero na granicy komórek mezofilu i przestworów międzykomórkowych liścia, skąd w postaci gazowej wyparowuje przez szparki do atmosfery. Tak więc w układzie: gleba–roślina–atmosfera, odbywa się jednokierunkowy ruch wody, powodowany głównie procesem transpiracji. Motorem napędzającym ten jednokierunkowy, tzw. **masowy przepływ wody** jest różnica potencjału wody między roztworem glebowym a rośliną i atmosferą. Jest to tzw. mechanizm bierny pobierania i transportu wody w roślinie. Najwyższy potencjał wody (najmniej ujemny) występuje w roztworze glebowym, zmniejsza się następnie sukcesywnie w komórkach korzeni, łodyg i liścia, osiągając w końcu najniższe (najbardziej ujemne) wartości w atmosferze (rys. 149). Ten masowy przepływ wody wspomagają: dyfuzja, osmoza, kohezja i adhezja, które to zjawiska warunkują przemieszczanie się wody w rurkach kapilarnych, ścianach komórkowych i wiązkach przewodzących (cewkach, naczyniach). Tak więc przepływ masowy wody jest głównym mechanizmem przemieszczania się wody na duże odległości w ksylemie (drewnie), bierze także udział w ruchu wody w glebie oraz w ścianach komórkowych (apoplaście). Zależy on od potencjału wody, a nie od gradientu stężenia wody, jak to jest w przypadku dyfuzji i osmozy. Omawiany mechanizm pobierania i transportu wody przez roślinę można jeszcze opisać inaczej. Otaczająca roślinę atmosfera charakteryzuje się największą **siłą ssącą**, w roślinie zaś, poczynając od liści, aż do komórek włośnikowych korzeni

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

i gleby istnieje gradient zmniejszającej się siły ssącej. Naturalna tendencja do wyrównania się poziomu cząstkowej energii swobodnej wody między glebą, rośliną i atmosferą powoduje, że strumień wody glebowej dociera aż do liści i w postaci pary wodnej przedostaje się do atmosfery. Jednocześnie ewentualny zanik różnicy potencjału wody (lub siły ssącej) między atmosferą, rośliną i roztworem glebowym powoduje wstrzymanie ruchu wody w roślinie. Dzieje się tak, gdy atmosfera jest wysycona parą wodną, a więc wtedy, gdy prężność pary wodnej w atmosferze, w określonej temperaturze, jest maksymalna. Warunki takie wystąpić mogą np. w szklarniowej uprawie roślin.



Rys. 149. Potencjały wody w glebie, roślinie i atmosferze – masowy przepływ wody przez roślinę (→ migracja wody)

Mechanizm pobierania i przewodzenia wody jest inny w przypadku silnej i słabej transpiracji. Silna transpiracja liści powoduje powstanie w ksylemie korzenia podciśnienia hydrostatycznego, wskutek czego woda, poczynając od włośników przez korę pierwotną i walec osiowy korzenia, jest wciągana do naczyń bądź cewek wiązki przewodzącej. W takiej sytuacji korzenie pełnią

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

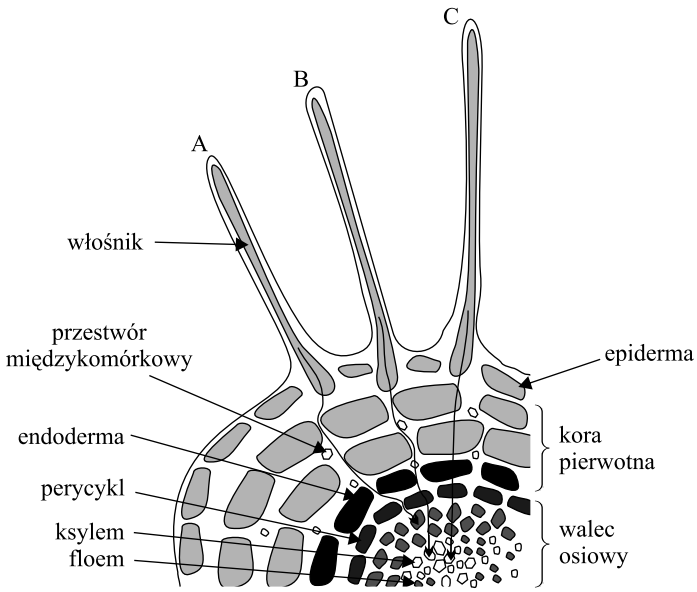
funkcję bierną, nie pobierają wody, tylko woda jest z gleby przez korzenie wciągana. Siłą wciągającą wodę do rośliny i podciągającą ją w górę jest podciśnienie hydrostatyczne, powstające w wyniku funkcjonowania transpiracji. Przepływ następuje od miejsc o większym (gleba) do miejsc o mniejszym (roślina, atmosfera) potencjale wody.

W przypadku braku lub słabej transpiracji oraz w okresie, gdy liście nie są jeszcze wykształcone (na wiosnę), w korzeniach uruchamia się dodatkowy mechanizm, tzw. **aktywny**, który wywołuje powstanie w korzeniach ciśnienia zwanego **parciem korzeniowym**. Parcie korzeniowe powstaje w wyniku aktywnego transportu jonów i substancji osmotycznie czynnych z walca osiowego korzenia do wiązek przewodzących (ksylemu). Powoduje to obniżenie potencjału wody w ksylemie i podwyższenie potencjału wody w komórkach walca osiowego. Powstaje więc gradient potencjału wody między wiązką przewodzącą i otaczającymi ją komórkami, co jest przyczyną wciągnięcia wody do wiązki przewodzącej. Do powstania gradientu potencjału wody wykorzystana być musi energia metaboliczna (ATP). Jest to więc proces energochłonny, aktywny, wymagający nakładu energii. Wielkość parcia korzeniowego jest stosunkowo niewielka i rzadko przekracza 0,3 MPa. Ciśnienie takie może wycisnąć wodę w ksylemie na wysokość kilku metrów. Przejawami parcia korzeniowego jest gutacja i płacz roślin. **Gutacja** to wydzielanie wody w stanie ciekłym przez blaszki liściowe w miejscach zakończenia wiązek przewodzących wtedy, gdy atmosfera jest wysycona parą wodną. **Płacz roślin** to wypływanie pod ciśnieniem wodnistego soku z otworów wierconych w pniach drzew na wiosnę.

Istnienie dwóch uzupełniających się mechanizmów: biernego i aktywnego, zapewnia roślinom pobieranie i transport wody w różnych warunkach środowiskowych. Głównym mechanizmem jest mechanizm bierny (transpiracyjny) i jego znaczenie jest dla rośliny podstawowe. Parcie korzeniowe pełni funkcję pomocniczą, dostarczając wodę w okresach słabego funkcjonowania transpiracji, rozwijającym się młodym pąkom drzew i krzewów oraz usprawniając przerwane ciągi wodne w ksylemie wiązek przewodzących.

Pobrana z gleby przez włośniki korzeniowe woda przemieszcza się przez korę pierwotną korzenia (apoplastycznie bądź symplastycznie) do walca osiowego. Główną przeszkodą w migracji apoplastycznej (kapilary ścian komórkowych, przestwory międzykomórkowe) jest endoderma, czyli warstwa grubościennych komórek otaczająca walec osiowy (rys. 150). Woda przenika tu

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 150. Przemieszczanie się wody w korzeniu: (A) apoplastem, (B) symplastem, (C) wakuolami

albo przez specjalne cienkościenne komórki przepustowe, albo po przejściu do kanału symplastycznego (cytosol komórek). W walcu osiowym woda jest wtłoczona do naczyń wiązek przewodzących, ponieważ roztwór ksylemowy ma potencjał wody niższy niż potencjał wody komórek otaczających wiązkę (walca osiowego).

Woda przemieszcza się następnie wiązkami przewodzącymi w łodydze i liściu, po czym wyparowuje do atmosfery przez aparaty szparkowe. Jest to transport długodystansowy wody, zwłaszcza w roślinach drzewiastych. Woda transportowana jest naczyniami i cewkami, w których panuje podciśnienie hydrostatyczne, wywołane transpiracją. Zewnętrzne komórki mezofilu liścia stale tracą wodę. Obniża się więc w nich potencjał wody, co powoduje, że woda migruje do nich z głębi mezofilu i w końcu z ksylemu wiązek przewodzących . Ubytek wody w ksylemie powoduje zwiększenie się podciśnienia hydrostatycznego w naczyniach i cewkach, które podciąga słup wody z korzenia. Ciągłość słupów wody jest konieczna, aby transport mógł funkcjonować. Przerwanie ciągłości słupów wody w ksylemie grozi zahamowaniem transportu. Przeciwdziałają temu siły kohezji i adhezji cząsteczek wody.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Kohezja to spójność cząsteczek wody powodowana przez siły przyciągania między nimi. **Adhezja** to siły przylegania cząsteczek wody do wilgotnych ścian naczyń.

Siły kohezji i adhezji są w ksylemie duże, osiągając wartość rzędu 10 MPa. Wyklucza to niebezpieczeństwo częstego przerywania słupa wody w naczyniu. Podciśnienie hydrostatyczne w naczyniach jest rzędu 2–3 MPa. Podciśnienie takie (~ 3MPa) jest w stanie wycisnąć słup wody w ksylemie na wysokość około 100 m, co całkowicie wystarcza, aby woda mogła dotrzeć do wierzchołków koron nawet najwyższych drzew.

Przepływ wody ($\int$) między glebą, rośliną i atmosferą, generalnie rzecz biorąc, zależy więc od gradientu potencjału wody ($\Delta\Psi_w$) i od sumy oporów ($\sum_r$), na które napotykają cząsteczki wody przemieszczające się wzdłuż rośliny:

$$\int = \frac{\Delta\Psi_w}{\sum_r}$$

Opisany bierny mechanizm transportu wody w roślinie nosi nazwę teorii kohezyjno-transpiracyjnej.

Omówione powyżej mechanizmy pobierania i przewodzenia wody w roślinie funkcjonują w warunkach łatwej dostępności wody w glebie. Jednakże zaistnieć mogą warunki deficytu wody (susza) bądź niemożności pobrania przez roślinę wody (brak tlenu, niska temperatura, wysokie stężenie roztworu glebowego). Doprowadzić to może do uruchomienia przez roślinę mechanizmów obronnych, polegających na ograniczeniu transpiracji (synteza kwasu abscysynowego, zamknięcie szparek), zwiększeniu możliwości pobierania wody (gromadzenie substancji osmotycznie czynnych, obniżających potencjał wody komórek) oraz przystosowaniu rośliny do deficytu wody (zmniejszenie powierzchni liści na skutek opadania liści starych, rozrostu systemu korzeniowego). Zjawiska te omówione są w rozdziale 8.

6.1.3. Gospodarka wodna drzew leśnych

Poszczególne organy drzew zawierają różne ilości wody (tab. 4). Określona zawartość wody decyduje o stymulowaniu procesów wzrostowo-rozwojowych bądź wejściu rośliny w stan spoczynku.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Woda w glebach leśnych

Gleba jest produktem długoletniego wietrzenia skał. W miarę wietrzenia skały pierwotnej (macierzystej) rośnie nie tylko liczba cząstek glebowych, ale również stają się one coraz mniejsze, co zwiększa ich sumę powierzchni, a także zdolność do wiązania znacznych ilości wody i jonów. Tak więc przy sprzyjających warunkach klimatycznych dostatecznie rozdrobniona skała staje się dostępną dla roślin glebą.

Rośliny drzewiaste czerpią wodę przede wszystkim z gleby. Ilość wody w glebie leśnej zależy od takich czynników jak opady atmosferyczne, obecność wód gruntowych, budowa geologiczna podłoża oraz właściwości fizyczne i chemiczne gleby.

Gleba ma zdolność do zatrzymywania (retencji) pewnej ilości wody. Część wody – mniejsza w glebach gruboziarnistych, a większa w glebach drobnoziarnistych – wiązana jest siłami tak dużymi, że staje się nieprzyswajalna dla roślin. Jest to **woda higroskopijna** i **błonkowata** – niedostępna dla roślin. Do drugiego rodzaju wody glebowej należy woda kapilarna oraz grawitacyjna – dostępne dla roślin drzewiastych. **Woda kapilarna** wypełnia system przewodów (kapilar) między cząsteczkami gleby. Nadmiar wody przenikający w głąb pod wpływem siły ciężkości to **woda grawitacyjna**, która gdy dotrze do warstw trudno przepuszczalnych, staje się wodą grawitacyjną podpartą, czyli **wodą gruntową**. Maksymalna ilość wody, jaką gleba leśna może utrzymać w stanie zawieszonym, to znaczy bez kontaktu z wodą gruntową, jest miarą tzw. polowej pojemności wodnej, zwanej także zdolnością retencji. Zapas (zasób) wody odpowiadający pełnej polowej pojemności wodnej osiągają gleby leśne raczej wyjątkowo, w czasie wiosennych roztopów lub po długotrwałych obfitych deszczach. Przeciętnie w ciągu okresu wegetacyjnego tzw. chwilowy zapas wody glebowej kształtuje się poniżej pojemności polowej.

Dla dobrego rozwoju drzewostanów ważny jest także poziom wód gruntowych. Bliski powierzchni gleby poziom wód gruntowych ogranicza dla roślin drzewiastych użytkową głębokość gleby, zwiększa niebezpieczeństwo wystąpienia wiatrowałów i często skraca okres wegetacji. Niektóre rodzaje drzew, np. olsza, topole, wierzby, świerk pospolity czy sosna smołowa, stosunkowo dobrze znoszą wysokie stany wody i podtapianie, jednak wiele

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

gatunków drzew na glebach o bardzo wysokich stanach wód gruntowych szybko obumiera. Woda gruntowa na średnich głębokościach może natomiast bardzo korzystnie wpływać na wzrost drzewostanów, poprzez uzupełnianie niedoborów wilgoci oraz jako dodatkowe źródło składników pokarmowych. Ogólnie drzewa leśne wykazują optymalny wzrost przy zaleganiu lustra wody gruntowej na głębokości około 0,8–1,5 metra. Regularne wahania poziomu wód gruntowych nie mają dla wzrostu drzew większego znaczenia, jeżeli utrzymują się w granicach od 20 do 50 cm. Natomiast gwałtowne większe zmiany poziomu wód gruntowych wpływają ujemnie na drzewostan, którego drzewa cierpią na niedostatek wilgoci po obniżeniu poziomu bądź na brak tlenu w warstwie korzeniowej po podniesieniu poziomu wody gruntowej. Takie zmiany uzewnętrzniają się usychaniem wierzchołków drzew, a w krańcowych przypadkach obumieraniem całych drzewostanów.

Woda jest jednym z najważniejszych czynników ekologicznych decydujących o przebiegu procesów życiowych u drzew. Dostępność wody decyduje także o szybkości wzrostu oraz budowie rocznych słojów drewna. Woda występuje w środowiskach leśnych we wszystkich trzech stanach skupienia: gazowym (para wodna), ciekłym (deszcz, mgła) i stałym (śnieg, kryształy lodu, grad). Z jednego stanu przechodzi w drugi pod wpływem głównie zmian temperatury i ciśnienia atmosferycznego.

Tak więc na gospodarkę wodną siedliska leśnego składają się trzy elementy: opady atmosferyczne, wilgotność powietrza oraz zawartość wody w glebie.

Jeśli chodzi o opady, to deszcz, śnieg, grad, a także rosa, mgła i szadź są produktami kondensacji pary wodnej zawartej w powietrzu i źródłem zaopatrzenia drzew i lasu w wodę. Roczne sumy opadów mają dla drzewostanów wielkie znaczenie i jeśli spadną poniżej dolnej granicy, mogą zadecydować o egzystencji niektórych gatunków drzew oraz lasu. Poniżej pewnej minimalnej normy opadów istnienie lasu jest niemożliwe i jego miejsce zajmuje step. Pewna minimalna ilość deszczu, która warunkuje funkcjonowanie lasu, to około 50 mm w ciągu czterech miesięcy wegetacyjnych (maj–sierpień), przy dużej względnej wilgotności powietrza. Jeśli wilgotność powietrza jest mała (poniżej 50%), to ilość deszczu musi sięgać 100 mm. Z różnego rodzaju opadów największe znaczenie w zaopatrywaniu drzew w wodę ma deszcz, zaś śnieg, grad, rosa i mgła mają znaczenie dodatkowe, niejednokrotnie także negatywne, ponieważ powodują różnorodne urazy (grad, śnieg).

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Z deszczu padającego na las część wody zatrzymuje się na igłach i liściach, część spływa po pniach drzew, a reszta, przenikając przez korony, dociera do dna lasu i zrasza glebę. W wypadku słabego deszczu gleba leśna otrzymuje bardzo mało wody. Jeśli deszcz jest silniejszy, większa część wody spada z liści na powierzchnię gleby, na której rozkłada się nierównomiernie. W zwartym drzewostanie najmniejszą ilość opadu deszczowego otrzymuje gleba w pobliżu pnia, ilość ta zwiększa się wraz z odległością od drzewa i osiąga swe maksimum na granicy poziomego rzutu korony. Jest to tzw. „efekt parasola". Prowadzi to do nierównomiernego uwilgotnienia gleby.

Śnieg zatrzymuje się głównie na gałęziach, skąd wcześniej czy później opada na ziemię pod wpływem wiatru bądź odwilży. Rosa występuje w lesie przede wszystkim w przestrzeni koron. Osadza się na liściach i igłach, a ilość wody, jaka przedostaje się z rosy do gleby, jest nieduża. Większe znaczenie od rosy ma, zwłaszcza dla lasów górskich, opad z mgły. Dodatek opadu mgły do rocznej sumy opadów wynosi we wnętrzu drzewostanów lasów górskich nawet do 20%.

Powietrze w lesie zawiera zawsze pewną ilość wody w postaci pary wodnej. Jej zawartość w powietrzu nie jest stała, lecz zmienia się zależnie od temperatury, ciśnienia atmosferycznego, pory roku i doby, rzeźby terenu, gleby i roślinności. Rozróżnia się bezwzględną i względną wilgotność powietrza. Wilgotność bezwzględna to aktualna ilość pary wodnej w 1 m^3 powietrza (g/m^3). Wilgotność względna powietrza to procentowy stosunek prężności pary wodnej znajdującej się w powietrzu do prężności pary wodnej nasycającej powietrze w danej temperaturze, czyli

$$w = \frac{e}{E} \cdot 100.$$

Największą wartością wilgotności względnej może być 100%, wskazuje ona, że dalszy dopływ pary wodnej spowoduje kondensację. Wilgotność względna maleje ze wzrostem temperatury (w południe), a rośnie w nocy. Bezwzględna wilgotność powietrza ma dla roślin niewielkie znaczenie, natomiast wilgotność względna informuje o stopniu nasycenia powietrza parą wodną, co ma istotne znaczenie dla roślin leśnych. Im większa bowiem suchość powietrza, tym intensywniejsze parowanie i transpiracja roślin. Powietrze stale nasycone parą wodną jest dla drzew leśnych szkodliwe, ponieważ hamuje transpirację.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Drzewa pokrywają się wówczas porostami zatrzymującymi wodę deszczową, która powoduje gnicie kory, młode drzewka pokryte porostami stopniowo obumierają. Wilgotność powietrza wpływa zatem decydująco na parowanie gleby oraz transpirację roślin.

Dla określenia stosunków wodnych lasu nie wystarcza znajomość wielkości opadów. Trzeba znać także wartości parowania, ponieważ charakter siedlisk leśnych zależy nie tylko od opadów, lecz przede wszystkim od stosunku między opadami a parowaniem. Siedliska, na których parowanie jest większe od opadów, to siedliska suche (aridowe), natomiast siedliska wilgotne (humidowe) charakteryzują się ilością opadów przewyższającą parowanie. Na suchych siedliskach leśnych należy utrzymywać zwarcie drzewostanów, a zatem unikać silnych trzebieży oraz dbać o zmniejszenie parowania gleby. Na siedliskach wilgotnych wskazane jest natomiast stosowanie dużych i częstych trzebieży.

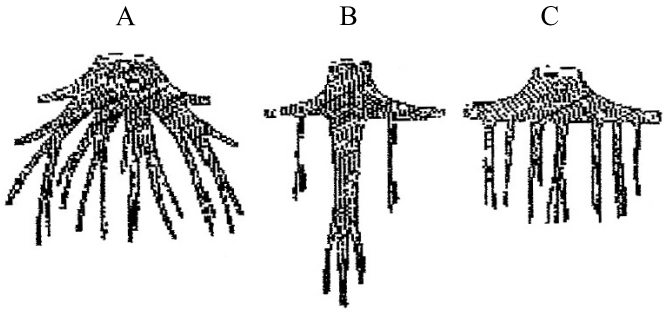
Las odgrywa ogromną rolę w bilansie wodnym danego obszaru. Polega ona na zmniejszaniu powierzchniowego, wiosennego spływu wód i na zapobieganiu wymywania gleby. Dzięki temu zapewnione jest zachowanie w glebie wód gruntowych i stałe zasilanie nimi źródeł i rzek. Las jest zatem podstawowym czynnikiem retencyjnym i przeciwerozyjnym.

Pobieranie wody przez korzenie drzew

Korzeń pełni u roślin drzewiastych szereg ważnych funkcji (przytwierdzenie rośliny do podłoża, gromadzenie substancji zapasowych, wymiana gazowa, rozmnażanie wegetatywne), jednak najważniejszą z nich jest pobieranie z podłoża wody wraz z solami mineralnymi. Drzewa muszą zatem mieć dobrze rozbudowane systemy korzeniowe, zdolne do intensywnego pobierania wody i ciągłego uzupełniania strat wody na skutek transpiracji. Intensywność pobierania wody przez korzenie drzew jest olbrzymia i sięga niejednokrotnie kilkuset litrów wody w czasie ciepłego letniego dnia.

U drzew występują dwa zasadnicze typy systemów korzeniowych: palowy i wiązkowy. System korzeniowy **wiązkowy** występuje u niektórych jednoliściennych roślin drzewiastych rosnących w ciepłym klimacie. Powstaje w wyniku rozwoju korzeni przybyszowych. Natomiast typ palowy korzenia (rys. 151) jest u drzew dominujący i dzieli się na trzy zasadnicze grupy: typowy (palowy), poziomy (płaski) i ukośny (sercowaty).

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 151. Schemat budowy systemów korzeniowych: (A) sercowaty, (B) palowy, (C) poziomy

Typ **palowy** (typowy) powstaje w wyniku silnego przyrostu na długość i grubość korzenia głównego, skierowanego pionowo w głąb gleby. Korzenie boczne wyrastają u jego nasady. Typowy palowy system występuje np. u sosny, jodły, dębu i wiązu.

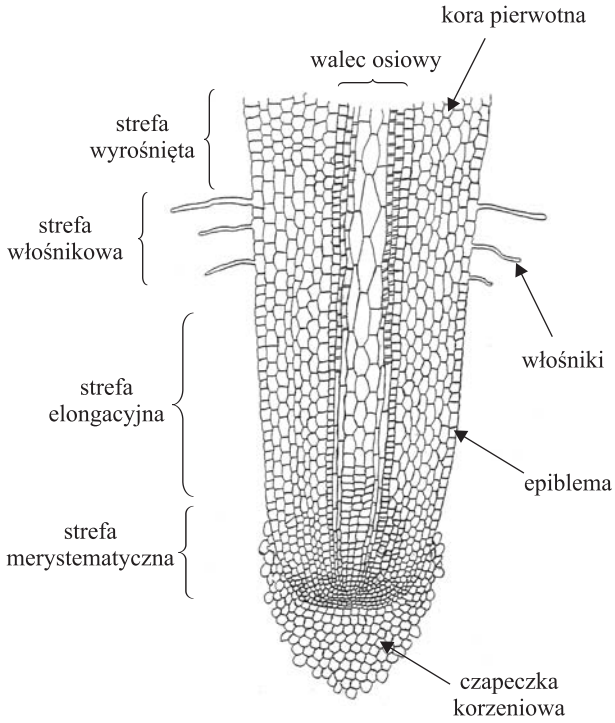
Typ **poziomy** (płaski) powstaje wtedy, gdy korzeń główny przestaje rosnąć, a korzenie boczne rozrastają się płytko pod powierzchnią gleby i od nich odgałęziają się korzenie rosnące pionowo w dół (świerk, jesion, brzoza, osika). Taki system korzeniowy jest charakterystyczny dla drzew rosnących na terenach podmokłych i na płytkich glebach (świerk, brzoza, osika).

Typ **ukośny** (sercowaty) powstaje, gdy korzeń główny stosunkowo wcześnie przestaje rosnąć, a z nasadowej jego części rozwijają się silne korzenie boczne rosnące w glebie ukośnie (jawor, buk, modrzew, lipa, grab, jodła).

Rozwój systemu korzeniowego zależy nie tylko od gatunku i wieku drzewa, lecz również od właściwości gleby. Na glebach ubogich, suchych i przepuszczalnych korzenie drzew są bardziej rozwinięte i sięgają do większych głębokości niż na glebach wilgotnych i żyznych.

W przekroju podłużnym każdego korzenia można wyróżnić kilka stref (czapeczka korzeniowa, strefa merystematyczna, strefa elongacyjna, strefa włośnikowa, strefa wyrośnięta), jednak największą zdolność pobierania wody z solami mineralnymi ma strefa włośnikowa (rys. 152). Włośniki to przekształcone komórki skórki, które zwiększają wielokrotnie (5–20 razy) powierzchnię kontaktu korzeni ze środowiskiem glebowym, a więc zwiększają powierzchnię chłonną korzeni. Powierzchnia chłonna systemu korzeniowego drzewa może być także wydatnie powiększona dzięki mikoryzie (symbiozie korzenia z grzy-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 152. Strefy korzenia

bem). Strzępki grzybni zrośnięte z korzeniami zastępują włośniki korzeniowe i przerastają glebę na znacznie większej przestrzeni aniżeli włośniki. Symbioza polega na tym, że grzyb zaopatruje drzewo w wodę i sole mineralne, a drzewo dostarcza grzybowi związków organicznych (asymilatów).

Powierzchnia chłonna drzewa zależy zatem od wielkości i dynamiki rozwoju systemu korzeniowego. Liczba korzeni zależy od gatunku drzewa, wieku oraz czynników klimatyczno-glebowych. Sosna zwyczajna ma 24 razy więcej odgałęzień korzeniowych i wierzchołków wzrostu korzeni oraz 8 razy większą powierzchnię chłonną niż inne gatunki roślin szpilkowych. To w dużej mierze powoduje, że jej hodowla jest możliwa na takich stanowiskach, na jakich zawodzi hodowla świerka i jodły. Łączna długość korzeni u 100-letniej sosny wynosi około 50 tys. m, a liczba wierzchołków korzeniowych dochodzi do 5 mln. Wzrost korzeni może być również intensywny i np. wierzchołki długich korzeni horyzontalnych u klonów i brzóz wytwarzają w ciągu roku nowy odcinek korzenia o długości około 1,5 metra.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Przyjmuje się, że korzenie drzew rozprzestrzeniają się w promieniu od 2 do 3 razy większym niż promień zasięgu ich gałęzi, lecz maksymalna koncentracja korzeni pobierających wodę znajduje się zazwyczaj w zasięgu korony. Korzenie drzew sięgają nieraz do 20 m w głąb podłoża.

Systemy korzeniowe drzew wykazują więc olbrzymią dynamikę rozwoju, co umożliwia im pobieranie bardzo dużych ilości wody. Na przykład las sosnowy o powierzchni 1 ha pobiera około 24 t wody w czasie doby, las bukowy zaś pobiera w ciągu rocznej wegetacji 3,6 mln litrów wody na 1 ha (około 400 drzew).

Długodystansowy transport wody w drzewach

Woda pobrana przez system korzeniowy drzewa jest rozprowadzana do poszczególnych organów, docierając następnie do każdej komórki. Na drogę transportu wody w drzewie składają się trzy etapy:

1) woda pobrana przez włośniki względnie mikoryzę korzeniową migruje poprzez korę pierwotną, endodermę (śródskórnię) i perycykl (okolnicę) do walca osiowego korzenia;
2) w walcu osiowym korzenia woda zostaje załadowana do ksylemu wiązek przewodzących (naczynia bądź cewki) i wędruje wzdłuż pnia i konarów do liści;
3) w liściu woda migruje ksylemem do komórek mezofilu, skąd w postaci pary wodnej wydostaje się poprzez otwarte aparaty szparkowe do atmosfery.

Trzon układu przewodzącego stanowi ksylem (transport wody i soli mineralnych) oraz floem (transport substancji organicznych).

Ksylem (drewno) to martwe komórki przystosowane do przewodzenia wody (naczynia, cewki), żywe komórki miękiszowe oraz martwe włókna (elementy wzmacniające). Naczynia i cewki to elementy trachearne. Ogólnie naczynia służą do przewodzenia wody na wielkie odległości, występują więc w pniu, łodygach, konarach, cewki zaś uczestniczą w transporcie na niewielkie odległości, np. w liściu. Jest jednak jeden bardzo ważny wyjątek. Otóż wszystkie gatunki roślin nagonasiennych, w tym drzewa iglaste, mają wyłącznie cewki.

Drewno drzew liściastych składa się z naczyń i nielicznych cewek. Biorąc pod uwagę ugrupowania, wielkość i rozkład naczyń w drewnie wczesnym i późnym, wyróżnia się dwie grupy drzew liściastych.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Pierwsza grupa to drzewa o drewnie pierścieniowonaczyniowym (dęby, wiązy, jesion, orzechy, kasztan jadalny). W drewnie tych drzew naczynia drewna wczesnego o dużych rozmiarach (światłach) układają się w jedno- lub wielowarstwowy pierścień, odcinający się od zbudowanego z naczyń mniejszych drewna późnego. Średnica naczyń u tych drzew wynosi około 150–400 μm. Budowa taka sprzyja intensywnemu przewodzeniu wody.

Druga grupa to drzewa o drewnie rozpierzchłonaczyniowym (brzozy, olsze, klony, osika, lipy, topole, wierzby, buk, grab, kasztanowiec). W drewnie tym występują naczynia o mniejszej średnicy (20–100 μm) i rozmieszczone są na całej powierzchni słoja rocznego. Drzewa te charakteryzują się niższą intensywnością przewodzenia wody.

Drewno drzew iglastych składa się głównie z cewek, które pełnią zarówno funkcję przewodzenia wody, jak i funkcje mechaniczne. Cewki ułożone są w formie promieniowo przebiegających ciągów. Warstwa drewna wczesnego składa się z cienkościennych cewek o dużym świetle, z licznymi jamkami w ścianach promieniowych. Główną funkcją drewna wczesnego jest przewodzenie wody. Drewno późne zbudowane jest z grubościennych cewek o mniejszym świetle i mniejszej liczbie jamek. Drewno to głównie pełni funkcję mechaniczną.

Zarówno w drewnie drzew liściastych, jak i iglastych głównym elementem są ciągi naczyń bądź cewek. Generalnie można wyróżnić drewno pierwotne (protoksylem i metaksylem) wytwarzane przez merystem wierzchołkowy pędu czy korzenia oraz drewno wtórne wytwarzane przez kambium w ciągu całego życia organu. Drewno pierwotne i wtórne stanowią łącznie rozgałęziony system, rozciągający się między wierzchołkami korzenia a wierzchołkową częścią pędu i blaszkami liściowymi. Zakończenia tych ciągów zbudowane są z protoksylemu odcinki pośrednie z metaksylemu i drewna wtórnego. Protoksylem korzeniowy w walcu osiowym zbiera wodę od komórek miękiszowych, zaś metaksylem i ksylem wtórny funkcjonują jako rurociągi, przekazując wodę do protoksylemu pędowego, skąd woda migruje do mezofilu liściowego i ulega wyparowaniu przez szparki do atmosfery.

Poszczególne grupy systematyczne roślin wykazują duże różnice w szybkości przewodzenia wody (tab. 5). Różnice te wynikają głównie z odmiennej budowy układów przewodzących wodę. Zarówno u drzew szpilkowych, gdzie głównym elementem przewodzącym wodę są cewki, jak i u drzew liściastych

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

o drewnie rozpierzchłonaczyniowym, mała średnica naczyń i cewek powoduje małą przelotowość wody.

Tab. 5. Szybkość przewodzenia wody u różnych grup roślin

Rośliny	Szybkość przewodzenia (m/h)
Rośliny zielne	10–50
Pnącza	100–150
Drzewa	
Larix europea	1,4
Picea abies	1,1
Pinus silvestris	1,3
Acer pseudoplatanus	2,5
Betula verrucosa	1,6
Fagus silvatica	1,3
Juglans regia	4,1
Ulmus americana	15,5
Fraxinus excelsior	25,5
Quercus robur	45,0
Quercus pedunculata	43,6
Quercus macrocarpa	60,0

O różnicach w przelotowości naczyń i cewek w drewnie świadczy także tzw. przewodzenie właściwe wody. Jest to ilość wody przepływającej w sztucznych warunkach pod ciśnieniem jednej atmosfery przez jednometrowy odcinek drewna o przekroju 1 cm^2 w ciągu godziny (tab. 6). Przelotowość układów przewodzących wodę jest bardzo wysoka u drzew liściastych o drewnie pierścieniowonaczyniowym (dąb), mała u drzew szpilkowych (sosna, świerk), a pośrednia u drzew liściastych o drewnie rozpierzchłonaczyniowym (brzoza, buk). I tak, prędkość transportu wody klonu wynosi 240 $cm \cdot h^{-1}$, jesionu – 2570 $cm \cdot h^{-1}$ i dębu – 4500 $cm \cdot h^{-1}$.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Tab. 6. Przewodzenie właściwe wody u drzew liściastych i szpilkowych

Drzewa	Przewodzenie właściwe (ml/h)
Quercus robur	5 400
Betula pendula	745
Fagus silvatica	740
Picea abies	410
Pinus silvestris	120

Szybkość przewodzenia wody u drzew jest ściśle związana z natężeniem transpiracji. Okresom silnej (południe) i słabej (noc) transpiracji odpowiadają okresy szybkiego i wolnego przewodzenia wody.

Szybkość pobierania i przewodzenia wody u drzew uzależniona jest także od szeregu czynników glebowych, jakimi są:

1) dostępność wody w glebie,
2) temperatura gleby,
3) odpowiednia ilość tlenu w glebie,
4) stężenie roztworu glebowego.

Przy nieodpowiednich warunkach glebowych dojść może do zjawiska **suszy fizjologicznej**. Nie jest ono wywołane brakiem wody, ale niemożnością pobrania jej przez drzewo. Roślina jednak w tym samym czasie transpiruje. Susza fizjologiczna prowadzić zatem może do odwodnienia rośliny.

Transpiracja drzew

Głównym rodzajem transpiracji u drzew jest transpiracja szparkowa. Transpiracja kutikularna drzew jest ograniczona i nie przekracza 10% transpiracji szparkowej (np. u brzozy wynosi około 3%)

Wielkość szparek u większości roślin drzewiastych wynosi około 8 x 20 μm. Wyjątkiem jest sosna, u której szparki są wyraźnie większe (23 x 34 μm). U drzew szparki występują zwykle na dolnej powierzchni liści, jednak u sosny zwyczajnej występują po obu stronach igieł (typ amfistomatyczny). Modrzew natomiast

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

ma szparki rozmieszczone tylko po dolnej stronie igieł (typ hypostomatyczny). Liczba szparek w liściach drzew waha się w szerokich granicach (tab. 7).

Tab. 7. Liczba szparek w nasłonecznionych (A) i zacienionych (B) liściach

Drzewo	Liczba szparek (na mm^2)
Pinus silvestris	A 71 B 65
Carpinus betulus	A 370 B 175
Fagus silvatica	A 420 B 115
Alnus glutinosa	A 608 B425
Acer pseudoplatanus	A 860 B 215
Fraxinus excelsior	A 1270 B 480

W skórce łodyg drzew występują także nieliczne szparki, które są większe niż w liściu. Wyznaczają one miejsca przyszłych przetchlinek. Noszą nazwę szparek przetchlinkowych. Drzewa liściaste, zrzucające liście na zimę, tracą w zimie pewne ilości wody przez przetchlinki i inne otwory w warstwie kory. Są to jednak mniejsze straty niż w przypadku drzew szpilkowych niezrzucających igieł na zimę, ponieważ ograniczona transpiracja igieł w zimie istnieje.

Proces transpiracji u drzew jest w dużej mierze uzależniony od budowy anatomicznej liści. Występują dwa główne typy liści: kseromorficzne (np. dębu) i mezomorficzne (np. buka). Liście kseromorficzne pokryte są grubą kutikulą ograniczająca transpirację kutikularną, co przy zamkniętych szparkach daje roślinom kseromorficznym szansę lepszego trwania w warunkach suszy. Ograniczeniu strat wody służą także szparki wgłębione (np. u sosny), wykształcenie włosków epidermalnych na dolnej stronie liścia (np. u topoli) czy wczesne zrzucanie liści.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Zaopatrzenie w wodę ma dla wzrostu i rozwoju drzewa podstawowe znaczenie. Dlatego wielkość transpiracji jest jednym z istotnych wskaźników rozwojowych drzewa. Wielkość transpiracji podać można w jednostkach masy wyparowanej wody na jednostkę powierzchni lub masy liści w jednostce czasu (intensywność transpiracji) bądź jako ilość wyparowanej wody na 1 gram przyrostu suchej masy rośliny w okresie wegetacji (współczynnik transpiracji).

Intensywność transpiracji można podać na jednostkę masy liści bądź na jednostkę powierzchni drzewostanu (tab. 8). Godny podkreślenia jest jednak fakt, że intensywność transpiracji na jednostkę masy liścia drzew nie decyduje o wielkości transpiracji drzewostanu z określonej powierzchni. Decydujący jest stopień zwarcia drzewostanu. Natężenie transpiracji jest większe w drzewostanach gęstych niż słabo zwartych. Generalnie przyjąć można, że średnio lasy transpirują około 1500–3500 m^3 wody z ha/rok.

Tab. 8. Intensywność transpiracji drzew w 40–50-letnich drzewostanach (wg P. J. Kramer, T. T. Kozłowski, 1960, zmodyfikowane)

Drzewo	Masa liści (t/ha)	Transpiracja liści w czasie doby (g/g świeżej masy)	Transpiracja drzewostanu (t/ha)
Fagus silvatica	7,90	4,83	38,0
Betula verrucosa	4,94	9,50	47,0
Pinus silvestris	12,55	1,88	23,5
Larix decidua	13,95	3,24	47,0
Picea excelsa	31,00	1,39	43,0

Intensywność transpiracji u różnych gatunków drzew jest różna. Jednak trudno jest mówić o jakimś specyficznym, charakterystycznym dla danego gatunku natężeniu transpiracji. Różnice są raczej wynikiem sprawności aparatów szparkowych, co uzależnione jest od aktualnych czynników środowiskowych (oświetlenie, temperatura, dostępność wody, stres biotyczny i inne).

Transpiracja liści zależy także od umiejscowienia w koronie. U sosny, bez względu na warunki pogodowe, igły typu słonecznego, z górnej części

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

korony, charakteryzują się większym natężeniem transpiracji niż igły typu cienistego, z niższych partii korony. Istnieje także liniowa zależność między ilością wody wytranspirowanej w sezonie wegetacyjnym a masą liści w drzewostanie. Średnio transpiracja 1 tony świeżych igieł sosnowych w sezonie wegetacyjnym wynosi około 20 mm $\cdot$ ha^{-1} (41,7 mm $\cdot$ ha^{-1} w przeliczeniu na suchą masę igieł). Bez względu na wiek drzew sosny ilość wody zużywanej w transpiracji w przeliczeniu na aktywny ksylem jest stała i wynosi średnio około 101 t $\cdot$ m^{-2}.

Gospodarka wodna drzewa jest także istotnym czynnikiem jego produktywności. Za wskaźnik tej zależności uważany jest **współczynnik transpiracji**, który wskazuje ilość wody zużywanej przez roślinę na wytworzenie jednostki masy. Współczynnik transpiracji jest więc miarą efektywności wykorzystania wody przez drzewo. Współczynnik ten charakteryzuje się znaczną zmiennością w zależności od czynników klimatycznych i glebowych. Sosna zwyczajna potrzebuje średnio na wytworzenie 1 grama suchej masy około 220 g wody, dąb zaś 344 g $H_2O \cdot g^{-1}$. Drzewa leśne można następująco uszeregować, biorąc pod uwagę współczynnik transpiracji:

buk < świerk < modrzew < sosna < brzoza < dąb.

Zdolne do wyparowywania wody są także pień i łodygi. Ewaporacja wody przez te organy zachodzi we wszystkich porach roku. Natężenie tego procesu jest jednak niewielkie. Pędy wyparowywują w okresie wegetacyjnym wodę w ilościach mniejszych niż 1% świeżej masy, co stanowi od 1/1000 do 1/5000 ewaporacji pędów ulistnionych.

Bilans wodny drzew

Różnica między ilością wody pobranej a utraconej przez drzewo w określonym czasie to bilans wodny rośliny. Może być on dodatni, ujemny lub zrównoważony. Zewnętrznym wskaźnikiem bilansu wodnego jest turgor komórek i tkanek. Jeśli rośliny, pomimo intensywnej transpiracji, pozostają w stanie turgoru, to świadczy, że ilość wody pobranej z gleby równoważy ilość wody utraconej przez liście. Taki stan równowagi nie jest zazwyczaj trwały. Wysychająca gleba może utrudniać korzeniom drzewa pobieranie wody, a ograniczenie pobierania wywołuje bilans ujemny, czyli deficyt wody w roślinie. Deficyt taki

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

występuje często w godzinach popołudniowych, natomiast w okresie nocnym drzewa uzupełniają straty wody. Jednak zwłaszcza przy długotrwałych suszach deficyt wody w roślinach pozostaje, czego wyrazem jest spadek turgoru oraz częściowe więdnięcie.

Drzewa w ciągu dnia słonecznego nie znajdują się w stanie pełnego turgoru. Ta przejściowa i szybka utrata wody spowodowana jest nadmierną transpiracją. W czasie deficytu wodnego występuje zjawisko współzawodnictwa między poszczególnymi tkankami i organami drzewa o zdobycie wody. W okresie przewlekłej suszy najczęściej więdną starsze liście, później młodsze, a najdłużej zatrzymują wodę stożki wzrostu oraz tkanki przewodzące wodę. Na dystrybucję wody w drzewie wpływa również ilość, średnica i rozmiar elementów przewodzących wodę. I tak, w drzewach szpilkowych pień w części szczytowej uzyskuje wodę nawet wtedy, gdy nie dociera już ona do starszych bocznych gałęzi.

Równowaga między przychodem (pobieraniem) i rozchodem (wydalaniem) wody jest dla drzew niezmiernie ważna; jeżeli wydalanie wody stale przewyższa jej pobieranie, drzewo ginie. Wśród drzew leśnych są takie, które potrzebują dużo wody i obficie transpirują, inne natomiast mogą znosić dłuższe bądź krótsze okresy suszy. Wyróżniamy więc higrofity (rośliny wodolubne), mezofity (umiarkowanie wodolubne) oraz kserofity (odporne na suszę). Przystosowania ekologiczne kserofitów do przetrwania suszy mają charakter morfologiczny (redukcja liści i aparatów szparkowych, sprawne tkanki przewodzące, gruba kutikula itp.) oraz fizjologiczny (wysoki potencjał osmotyczny, metabolizm w warunkach częściowego deficytu wody i inne).

Drzewa leśne liściaste w większości są mezo- i higrofitami. Kserofitami są natomiast drzewa iglaste. Na ogół drzewa liściaste mają cechy zbliżone do mezo- i higrofitów, drzewa iglaste zaś do kserofitów. Drzewa liściaste zrzucają liście okresowo, jest to przystosowanie rozwojowe, umożliwiające ograniczenie transpiracji w okresie suszy zimowej.

Drzewa leśne różnią się także wymaganiami w stosunku do wilgotności powietrza. Drzewami o dużych wymaganiach są jodła, świerk i jesion. Średnie (przeciętne) wymagania mają buk, jawor, klon zwyczajny, modrzew, jedlica. Sosna zwyczajna zaś, i większość pozostałych rodzajów drzew, ma małe wymagania wilgotnościowe. Na ogół drzewa tolerujące suche gleby występują także na obszarach o mniejszej wilgotności powietrza.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

6.2. Gospodarka mineralna

Gospodarka mineralna jest częścią odżywiania się roślin. Odżywianie obejmuje dwa odrębne zagadnienia: asymilację dwutlenku węgla (fotosyntezę) oraz pobieranie składników mineralnych (gospodarkę mineralną). Składniki mineralne są niezbędne do syntezy i funkcjonowania związków organicznych, które są substratami różnych procesów anabolicznych (syntez) i katabolicznych (rozkładu), tworząc w sumie olbrzymią ilość najprzeróżniejszych substancji nazywanych metabolitami pierwotnymi i wtórnymi. Związki te wykorzystywane są przez rośliny do budowy struktur organizmu i uzyskiwania energii, są substancjami regulatorowymi i sygnalnymi, są także gromadzone jako substancje zapasowe bądź wydalane na zewnątrz organizmu roślinnego. Procesy odżywiania się roślin samożywnych (fotosyntetyzujących) polegają więc na pobieraniu z gleby związków mineralnych i wody, a z atmosfery – dwutlenku węgla i tlenu.

6.2.1. Pierwiastki niezbędne dla roślin

Roślina zbudowana jest z substancji organicznych, nieorganicznych (popielnych) i wody. Spośród około 100 naturalnych pierwiastków występujących na Ziemi rośliny pobierają około 60, z których jednak tylko kilkanaście pełni ważne funkcje metaboliczne. Są to **pierwiastki odżywcze**, które są niezbędne dla życia rośliny i nie mogą być zastąpione przez inne pierwiastki (tab. 9). Pierwiastki odżywcze występują zazwyczaj w związkach chemicznych zwanych **związkami odżywczymi**.

Wszystkie pierwiastki występujące w roślinach można podzielić na następujące grupy:

1) węgiel (C), wodór (H), tlen (O) – **organogeny**, stanowią około 90% świeżej masy rośliny, są podstawowymi składnikami związków organicznych, które rośliny tworzą w procesie fotosyntezy;
2) azot (N), fosfor (P), potas (K), wapń (Ca), magnez (Mg), siarka (S) – **makroelementy**, występujące w ilościach powyżej 0,01% suchej masy rośliny;
3) żelazo (Fe), cynk (Zn), bor (B), miedź (Cu), molibden (Mo), mangan (Mn), chlor (Cl) – **mikroelementy**, występujące w ilościach poniżej 0.01% suchej masy;

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

4) sód (Na), krzem (Si), glin (Al), wanad (V), kobalt (Co) – pierwiastki **pożądane**, korzystnie wpływające na przebieg niektórych procesów fizjologicznych;
5) pierwiastki **zbędne** – w liczbie około 40–50.

Ogólnie można stwierdzić, że rośliny bezwzględnie potrzebują do życia (realizacji pełnego cyklu rozwojowego) 16 pierwiastków (organogeny, makro- i mikroelementy) (tab. 9). Rośliny pobierają węgiel (CO_2) i tlen (O_2) z powietrza, wodór z wody (H_2O), wszystkie zaś pozostałe pierwiastki odżywcze pobierane są z gleby.

Tak więc do normalnego przebiegu funkcji życiowych rośliny niezbędna jest w środowisku zewnętrznym obecność wody, gazów atmosferycznych (CO_2, O_2) oraz wielu soli mineralnych w glebie, skąd są pobierane wraz z wodą przez korzenie roślin.

Korzenie pobierają pierwiastki odżywcze z gleby w następującej postaci:
1) niemetale (N, S, P, B) – jako aniony (azotany, siarczany, fosforany, borany); N także jako kation (NH_4);
2) metale alkaliczne (litowce) i ziem alkalicznych (berylowce) (K, Ca, Mg) – jako kationy (K^+, Ca^{2+}, Mg^{2+});
3) metale przejściowe (Fe, Mn, Cu, Zn, Mo) – jako kationy z wyjątkiem molibdenianu (MoO_4^{2-});
4) chlor – jako anion chlorkowy (Cl^-).

Tab. 9. Pierwiastki niezbędne dla wzrostu i rozwoju roślin

Pierwiastek	Zawartość w suchej masie roślin (%)
Węgiel	45,0
Tlen	45,0
Wodór	6,0
Azot	1,5
Potas	1,0
Wapń	0,5
Fosfor	0,2
Magnez	0,2
Siarka	0,1
Chlor	0,01
Żelazo	0,01
Mangan	0,005
Cynk	0,002
Bor	0,002
Miedź	0,0006
Molibden	0,00001

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

6.2.2. Pierwiastki mineralne w glebie

Gleba to powierzchniowa warstwa Ziemi na granicy litosfery (zewnętrzna strefa planety z wyłączeniem jej powłok ciekłej i gazowej) i atmosfery. W glebie wyróżnić można trzy fazy: stałą, ciekłą i gazową. **Faza stała** składa się z części mineralnej i organicznej, będąc głównym źródłem pierwiastków niezbędnych dla roślin. **Faza ciekła** to roztwór glebowy, z którego korzenie roślin pobierają wodę i sole mineralne. Pierwiastki pobierane są głównie w formie jonowej. **Faza gazowa** to powietrze wypełniające wolne przestrzenie w glebie. W powietrzu glebowym znajduje się azot, tlen, dwutlenek węgla i para wodna.

Składnikami mineralnymi gleby są kawałki skał macierzystych i minerały, składnikami organicznymi – próchnica oraz pozostałości roślinne i zwierzęce. W glebie żyją także liczne organizmy.

Woda z rozpuszczonymi w niej solami mineralnymi tworzy **roztwór glebowy**. Stężenie roztworu glebowego jest zwykle niewielkie i względnie stałe. Jony pobierane przez rośliny są zastępowane przez nowe, przechodzące do roztworu glebowego z kompleksu sorpcyjnego gleby. **Kompleks sorpcyjny** jest to powierzchnia koloidalnych cząstek glebowych frakcji ilastej gleby. Frakcja ilasta zawiera obdarzone ładunkiem elektrycznym koloidalne cząstki gleby. Przeważają wśród nich glinokrzemiany o ujemnym ładunku elektrycznym, wiążące elektrostatycznie na swej powierzchni kationy z roztworu glebowego. W stanie rozproszenia koloidalnego są także związki próchniczne oraz krzemionka. Wszystkie koloidy glebowe tworzą kompleks sorpcyjny gleby i absorbują na swej powierzchni kationy, jak H^+, Ca^{2+}, Mg^{2+}, Na^+. Kationy te są pobierane przez korzenie roślin. Na ich miejsce przechodzą nowe kationy z kompleksu sorpcyjnego gleby. Jest to zjawisko **wymiany jonowej** bądź **sorpcji wymiennej jonów**, które zachodzi między fazą ciekłą i fazą stałą gleby. Przeważa wymiana kationów, ponieważ ładunki dodatnie cząstek koloidalnych występują tylko sporadycznie, przez co aniony wiązane są z koloidami glebowymi w dużo mniejszym stopniu. Sorpcja anionów zależy od ich charakteru i np. fosforany (HPO_4^{2-}) są wiązane przez kompleks sorpcyjny gleby silnie, siarczany słabo, azotany zaś nie są wcale wiązane.

Pierwiastki mineralne występują w glebie w postaci niejonowej, wymiennej oraz rozpuszczalnej. Pierwiastki związane z minerałami glebowymi i skałą macierzystą gleby (**niejonowe**) są niedostępne, a pierwiastki w postaci **wy-**

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

miennej i **rozpuszczalnej** są łatwo dostępne dla korzeni roślin. Między tymi trzema postaciami występowania pierwiastków mineralnych w glebie istnieje stan równowagi dynamicznej. Wietrzenie skały macierzystej i minerałów glebowych uwalnia pierwiastki, które przechodzą do roztworu glebowego bądź do kompleksu sorpcyjnego gleby.

Korzenie roślin mają także duży wpływ na skład substancji odżywczych swego najbliższego otoczenia – ryzosfery, oraz na wydzielanie na zewnątrz różnych substancji (np. aminokwasów, cukrów, enzymów, CO_2), albo bezpośrednio, albo za pośrednictwem specjalnej flory korzeniowej (bakterie, grzyby). Organizmy plechowe związane z korzeniami roślin biorą aktywny udział w przekształcaniu minerałów glebowych.

6.2.3. Pobieranie składników mineralnych do apoplastu korzenia

W przekroju podłużnym korzenia wyróżnia się kilka stref (merystematyczną, elongacji, włośnikową, wyrośniętą) różniących się budową anatomiczną i właściwościami fizjologicznymi (rys. 152). Komórki wszystkich stref korzenia pobierają składniki mineralne, jednak szczególną rolę odgrywa strefa włośnikowa i merystematyczna. Strefa merystematyczna pobiera składniki mineralne głównie na własne potrzeby, natomiast strefa włośnikowa, dzięki olbrzymiej powierzchni chłonnej, jest głównym miejscem pobierania składników mineralnych wraz z wodą. Korzenie roślin często współżyją z grzybami, wtedy grzybnia przejmuje funkcje włośników. Mikoryza zwiększa także bardzo wydajnie powierzchnię chłonną korzenia, co ułatwia pobieranie odpowiedniej ilości składników mineralnych.

Pobieranie składników pokarmowych przez rośliny przebiega z udziałem sił fizykochemicznych i metabolicznych. Korzenie roślin pobierają zarówno jony, jak i całe, niezdysocjowane cząstki mineralne i organiczne. Pobieranie jonów ma jednak znaczenie podstawowe. Składniki pokarmowe pobierane są więc w postaci jonów rozpuszczonych w wodzie. Korzenie roślin pobierają z roztworu glebowego łącznie wodę ze składnikami mineralnymi. Oba te procesy przebiegają równocześnie, jednak w dużej mierze niezależnie od siebie. Mechanizmy pobierania wody i składników mineralnych są różne. Składniki mineralne są pobierane selektywnie, czyli wybiórczo, co wymaga od rośliny nakładu energii. Pobierane są z gleby do wnętrza rośliny przez ko-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

rzenie głównie w sposób bierny – zgodnie z gradientem stężenia (potencjałem elektrochemicznym).

Pobieranie bierne, przez włośniki bądź mikoryzę, do wnętrza korzenia (apoplastu) odbywa się zgodnie z gradientem stężenia, nie wymaga więc nakładu energii metabolicznej. Zachodzi kilku sposobami, na drodze dyfuzji, wymiany jonowej oraz wraz z prądem transpiracyjnym wody.

Dyfuzja odgrywa stosunkowo małą i wstępną rolę. Powoduje przejście części jonów z roztworu glebowego w obręb apoplastu.

Wymiana jonowa odgrywa ważniejszą rolę i polega na tym, że pobieraniu kationów czy anionów przez korzeń z roztworu glebowego towarzyszy wydzielenie przez roślinę do środowiska równoważnej pod względem ładunku elektrycznego liczby jonów. Równowaga jonowa między rośliną i glebą zostaje w ten sposób zachowana. Najczęściej wydzielanymi przez roślinę jonami są kationy H^+ i aniony OH^- oraz HCO_3^-. Powstają one na skutek rozpadu cząsteczki wody ($HOH \rightarrow H^+ + OH^-$) lub kwasu węglowego ($H_2CO_3 \rightarrow H^+ + HCO_3^-$).

Jony zostają także pobierane przez korzenie wraz z transpiracyjnym prądem wody. Uważa się jednak, że ten rodzaj pobierania ma istotne znaczenie tylko w przypadku związków niezdysocjowanych na jony.

6.2.4. Pobieranie jonów do symplastu

Jony, które w wyniku dyfuzji, wymiany jonowej bądź z prądem transpiracyjnym wody przedostały się biernie do apoplastu korzenia (ściany komórkowe i przestwory międzykomórkowe), wędrują wzdłuż komórek kory pierwotnej do wiązek przewodzących walca osiowego. Niektóre składniki mineralne ulegają jednak adsorpcji na powierzchni ścian komórkowych, blaszek środkowych oraz błon komórkowych.

I tutaj rozpoczyna się właściwe pobieranie jonów przez komórki. Przejście jonów z apoplastu do symplastu (wnętrza komórki) wymaga sforsowania błony komórkowej. Jest to proces bardzo utrudniony ze względu na selektywne właściwości plazmolemy. Istnieją dwa rodzaje transportu przez błonę komórkową: bierny (kanały jonowe) i aktywny (pompy protonowe, pompy jonowe, białka nośnikowe) (tab. 10).

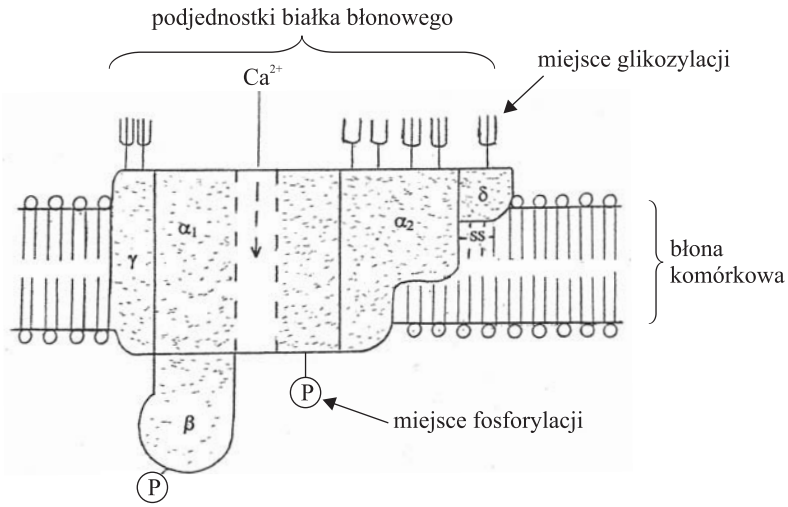
Transport bierny przez błony jest zgodny z elektrochemicznym stężeniem jonów. W błonach komórkowych występuje wiele typów kanałów jonowych

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Tab. 10. Mechanizmy transportu jonów przez błony biologiczne

Rodzaj transportu	Mechanizm transportu
Bierny	1. Dyfuzja 2. Wymiana jonowa 3. Kanały jonowe
Aktywny	1. Pierwotna pompa protonowa 2. Transport sprzężony wtórny (kotransport) a) antyport (H^+/kation) b) symport (H^+/anion, H^+/cukier, H^+/aminokwas 3. Transport niezależny od innych jonów (uniport)

przepuszczających zarówno kationy, jak i aniony. Kanały jonowe są to specjalne białka błonowe wykazujące wysoki stopień specyficzności i selektywności w stosunku do poszczególnych jonów, np. jonów wapnia (rys. 153).



Rys. 153. Budowa kanału wapniowego w błonie (wg: Tretyn, 1994, zmodyfikowane)

Kanały są bramkowane, tzn. otwierają się i zamykają. Decydują o tym zmiany potencjałów błonowych i naprężeń błony oraz działanie pewnych substancji sygnałowych. Precyzyjne otwieranie i zamykanie kanałów pozwala komórce regulować stężenie jonów w cytoplazmie i wakuoli. Transport jonów przez kanały odbywa się zgodnie z gradientem stężeń jonów, a więc jest to

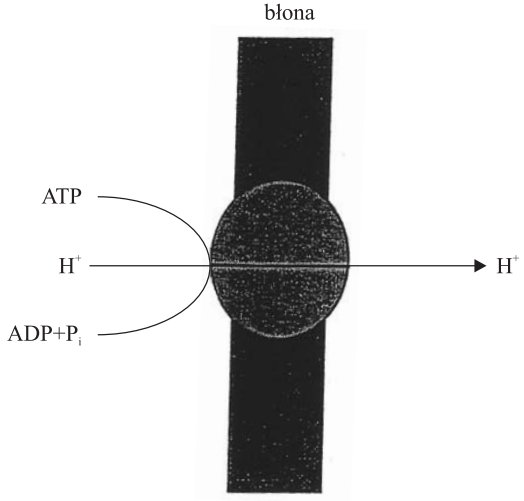
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

ruch bierny, bez nakładu energii metabolicznej. Kanały jonowe występują we wszystkich błonach, jak plazmolema, tonoplast, retikulum endoplazmatyczne. Zbudowane są z białek, które tworzą rodzaj tunelu w dwuwarstwie lipidowej błony. Otwarcie kanału jest związane z glikozylacją bądź fosforylacją białka kanałowego i zmianą jego konformacji (ułożenia przestrzennego). Czas otwarcia kanału wynosi kilka milisekund. Szybkość przepływu jonów przez kanał jest rzędu 10^6–10^8 jonów na sekundę i jest większa od prędkości pomp i nośników jonowych, a także od bardzo powolnej dyfuzji jonów.

Transport aktywny przez błony

Stężenie jonów w symplaście (wnętrzu komórki) jest na ogół większe niż w apoplaście, dlatego też bierne wnikanie jonów do wnętrza komórki (przez kanały) jest ograniczone. Przemieszczanie się jonów do symplastu zachodzi więc głównie na drodze transportu aktywnego.

Ponieważ jony soli mineralnych mają ładunek elektryczny, nie mogą przejść przez błony komórkowe bez udziału swoistych nośnikowych białek błonowych. **Białko nośnikowe** to specyficzne ATPazy uczestniczące w rozkładzie i tworzeniu wysokoenergetycznych wiązań fosforanowych w ATP. Funkcjonują one jako pierwotne pompy protonowe (H^+) zlokalizowane w plazmolemie i tonoplaście (rys. 154). Pompa protonowa w plazmolemie wykorzystuje ATP jako substrat



Rys. 154. Pompa protonowa (wg: Szweykowska, 1997, zmodyfikowane)

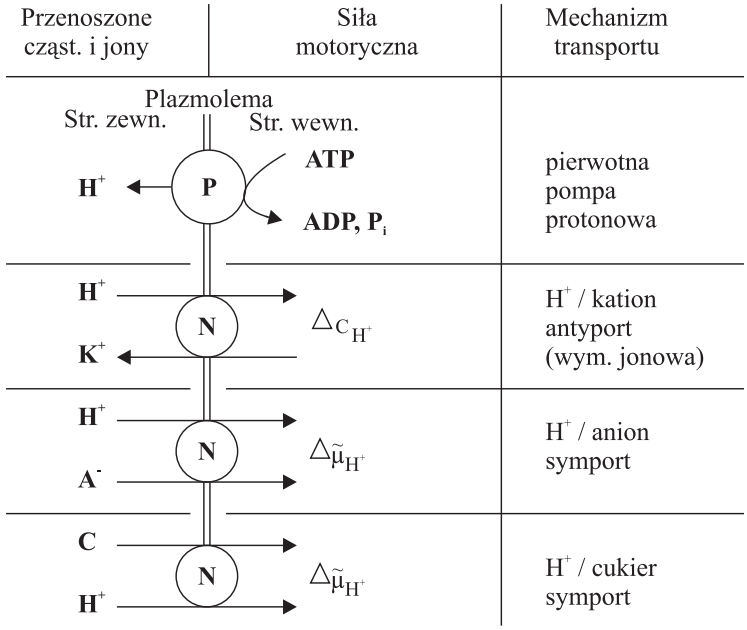
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

i wypompowuje jony wodorowe z komórki na zewnątrz. Powoduje to powstanie w poprzek błony gradientu elektrochemicznego o napięciu około –120 mV. Tonoplast ma dwie pompy protonowe: ATPazę i pirofosfatazę, pompujące protony H^+ do wakuoli. Pompy te powodują powstanie potencjału błonowego o wartości około –90 mV. Transport wszystkich innych jonów jest zależny od istnienia tych gradientów elektrochemicznych w poprzek błon. Wyjątkiem są jony Ca^{2+}, których transport jest regulowany przez pompy wapniowe (Ca^{2+}–ATPaza). Powstanie gradientu elektrochemicznego pozwala także uruchomić kotransport (sprzężony transport wtórny). Pojawiają się specyficzne białka błonowe – **białka antyportu**, które łączą przepływ jonów H^+ wzdłuż gradientu elektrochemicznego z przemieszczaniem się innego jonu wbrew jego gradientowi (np. antyport H^+/K^+). Tak więc jony H^+, przechodząc przez plazmolemę na zewnątrz (do apoplastu), pozwalają jednocześnie jonom K^+ wniknąć do środka komórki (do symplastu). Inne białka – **białka symportu**, także sprzęgają transport określonego jonu z protonowym gradientem elektrochemicznym, ale przemieszczanie się innego jonu zachodzi w tym samym kierunku co ruch jonów H^+ (rys. 155).

U podstaw aktywnego transportu jonów z apoplastu do symplastu, a także w obrębie komórki (symplaście), leży zatem gradient elektrochemiczny, który generują istniejące w błonach pierwotne pompy protonowe (H^+–ATPazy). Pompy protonowe uruchamiają transport przez błony innych jonów, są więc także pompami jonowymi. **Pompy jonowe** są to białka enzymatyczne (ATPazy), wykazujące powinowactwo do odpowiednich jonów (np. Ca-ATPaza). W wyniku hydrolizy ATP i połączonej z tym fosforylacji białka zmienia ono swą konformację, czego rezultatem jest przemieszczenie jonu na drugą stronę błony oraz jego uwolnienie.

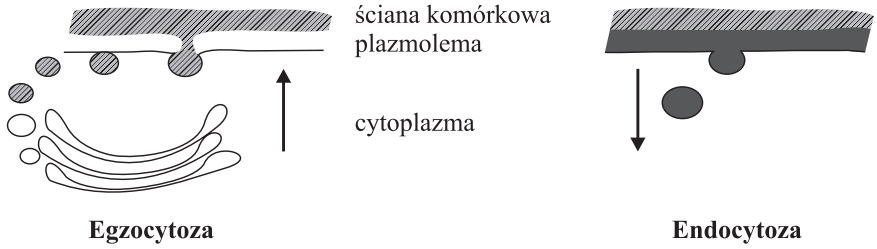
W transporcie przez błony pewną rolę odgrywają także zjawiska endo- i egzocytozy (rys. 156). Są to procesy przenoszenia całych substancji chemicznych z jednej strony na drugą w błoniastych pęcherzykach. Podczas **endocytozy** plazmolema wpukla się do wnętrza protoplastu, wpuklenie odrywa się następnie w postaci pęcherzyka i przenosi zawartość do cytoplazmy. W **egzocytozie** pęcherzyki oderwane np. od aparatu Golgiego bądź retikulum endoplazmatycznego łączą się z plazmolemą i wylewają swą zawartość poza protoplast (do ściany komórkowej). Procesy te mają ograniczone znaczenie. Całe cząsteczki chemiczne przenikają także w pewnych przypadkach inaczej do symplastu, ale jest to związane z ewentualną obecnością w błonach odpowiednich specyficznych białek receptorowych. Białka te pod wpływem

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



P – pompa; N – nośnik
$\triangle_C$ – różnica stężenia
$\triangle_{\tilde{\mu}}$ – różnica potencjału elektrochemicznego
K^+ – Kation, A^- – anion

Rys. 155. Pierwotny i wtórny transport aktywny jonów i metabolitów (wg: Szweykowska, 1997, zmodyfikowane)



Rys. 156. Transport jonów i substancji do wnętrza (endocytoza) i na zewnątrz (egzocytoza) komórki

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

określonych sygnałów przekształcają się konformacyjnie w kanały, którymi cząsteczki chemiczne wpływają do środka komórki.

6.2.5. Transport składników mineralnych w roślinie

Jony soli mineralnych wnikające do wnętrza korzeni migrują następnie do walca osiowego korzenia, gdzie znajdują się wiązki przewodzące. Migracja następuje zarówno kanałem apolastycznym, jak i symplastycznym (rys. 157).

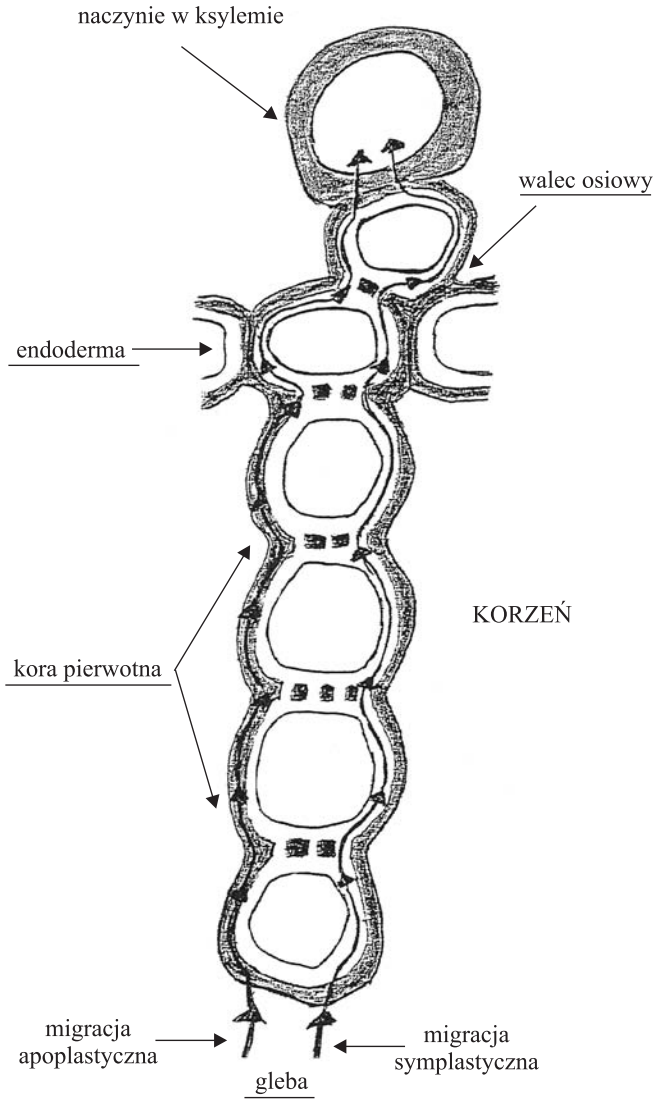
Migracja apoplastyczna wiedzie ścianami i przestworami międzykomórkowymi przez korę pierwotną do walca osiowego. Migracja ta zatrzymuje się jednak na słabo przepuszczalnej endodermie, gdzie jony wraz z wodą muszą sforsować błony komórek kory pierwotnej i przejść do sympastu. Dalsza migracja jonów do ksylemu odbywa się więc już wyłącznie kanałem symplastycznym. Zapewnia to selektywność transportowanych jonów do części nadziemnej rośliny.

Pewna część jonów wędruje do walca osiowego tylko kanałem symplastycznym. Są przekazywane z komórki do komórki kory pierwotnej przez plazmodesmy. Jest to jednak droga trudniejsza i większość jonów jest transportowana apoplastem.

Po przejściu kory pierwotnej jony gromadzą się w komórkach walca osiowego korzenia, skąd z udziałem swoistych białek błonowych zostają załadowane do naczyń ksylemu zgodnie z gradientem stężeń.

Jony po wniknięciu do naczyń, czy cewek, ksylemu wędrują wiązkami przewodzącymi przez łodygę do liści oraz wierzchołków wzrostu pędu wraz z transpiracyjnym strumieniem wody (rys. 158). W pewnych okresach transport ten stymulowany jest także przez parcie korzeniowe. Duża szybkość przewodzenia wody ułatwia transport jonów do różnych organów nadziemnych. Jony docierają w ten sposób do wszystkich części rośliny i są wszędzie dostępne dla istniejących tam tkanek i komórek, w których włączane są do procesów metabolicznych. Rurki ksylemowe odgałęziają się od głównych wiązek przewodzących łodygi i docierają do pąków oraz liści, w których ponownie odgałęziają się drobne rurki naczyń i cewek przewodzących. Ich zawartość przechodzi do apoplastu, tak że komórki wierzchołków wzrostu czy liści są otoczone wodą i rozpuszczonymi w niej solami mineralnymi. Z tego roztworu komórki pobierają potrzebne składniki mineralne, które przechodzą do symplastu liścia czy pąka.

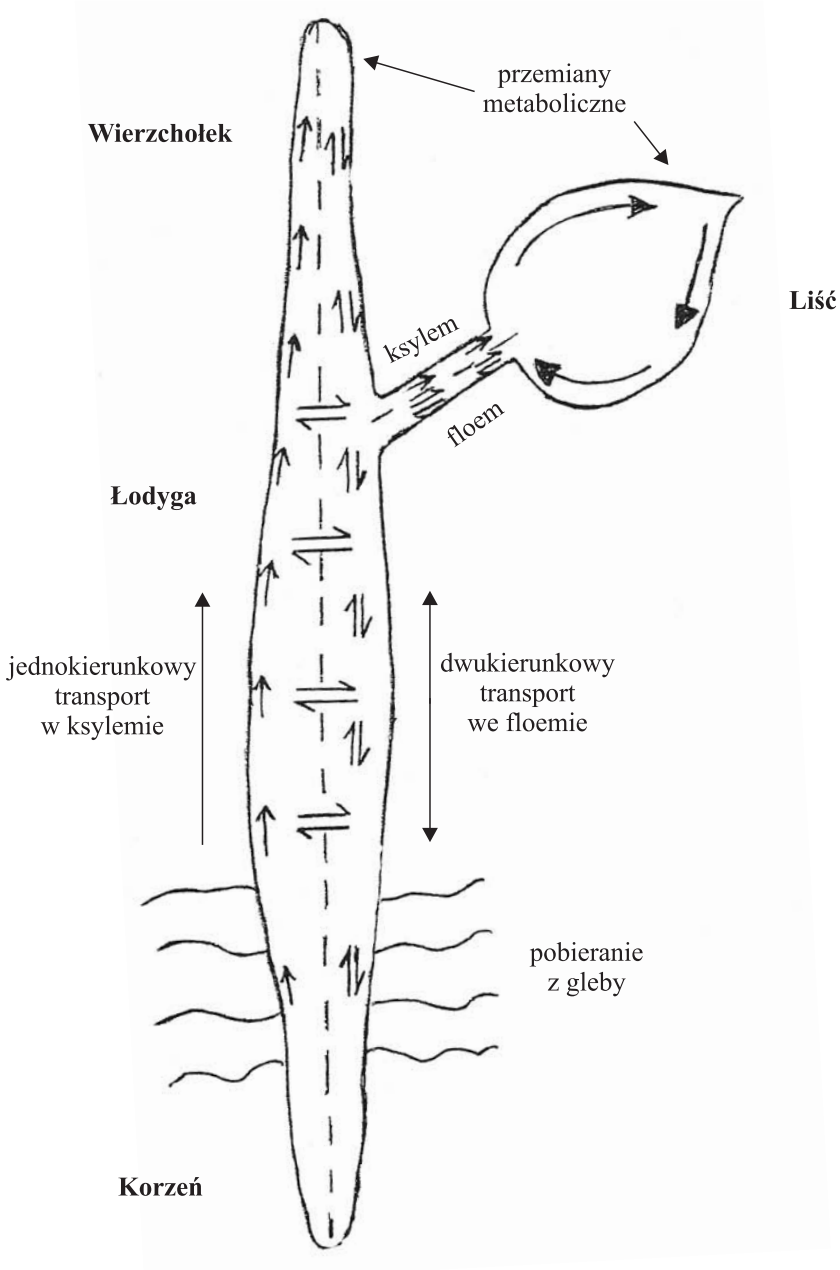
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 157. Apoplastyczna i symplastyczna migracja składników mineralnych w korzeniu

W skład roztworu transportowanego przez rurki ksylemowe wchodzi woda oraz sole mineralne. Związki organiczne występują śladowo. Ilość przewodzonych jonów, a więc ich stężenie w ksylemie, zależy od zasobności gleby oraz intensywności pobierania ich przez korzenie roślin. Szybkość transportu

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 158. Transport składników mineralnych w roślinie

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

akropetalnego jonów (do części nadziemnej) jest uwarunkowana intensywnością transpiracji, jony bowiem przemieszczają się w ksylemie pędu w roztworze wodnym. Zależność między transportem wody i soli mineralnych nie jest jednak bezpośrednia, ponieważ mechanizmy tych zjawisk są różne. Współzależność jest tylko częściowa. Okazuje się bowiem, że nawet w warunkach bardzo silnie ograniczonej transpiracji jony są pobierane i transportowane do części nadziemnej (pędu). Nie neguje to faktu, że przepływ wody ułatwia przemieszczanie się jonów oraz że woda jest niezbędnym medium, w którym jony są transportowane zarówno w ksylemie, jak i floemie. We floemie bowiem również, w ograniczonym zakresie, przemieszczają się składniki mineralne. W soku floemowym stwierdzono obecność potasu, fosforanów, azotanów, magnezu, chlorków, jonów amonowych i siarczanowych. Ciągła wymiana wody i jonów między ksylemem i floemem ułatwia dystrybucję jonów w organach pędu. Przemieszczanie się jonów do organów generatywnych oraz reutylizacja (odtransportowanie) ich z liści starych do młodych odbywa się również w dużej mierze za pośrednictwem floemu.

Dystrybucja jonów w roślinie podlega wielu mechanizmom regulacyjnym, nie do końca jeszcze poznanym. Istotną rolę odgrywają w tych procesach hormony roślinne. Dotarcie składników mineralnych do miejsc ich wykorzystania jest niezbędne, aby roślina mogła normalnie funkcjonować.

6.2.6. Rola i znaczenie pierwiastków mineralnych

Pierwiastki mineralne odgrywają ważną rolę i pełnią różne funkcje fizjologiczne w roślinie, oto najważniejsze:

1. Są składnikami budulcowymi wielu podstawowych związków organicznych. Azot i siarka wchodzą w skład białek. Fosfor jest składnikiem kwasów nukleinowych oraz ważnych nukleotydów i koenzymów (np. ATP, NADP).
2. Niektóre pierwiastki (np. K^+, Mg^{2+}, Mn^{2+}) są aktywatorami ważnych enzymów, wpływając na ich aktywność katalityczną.
3. Inne pierwiastki (np. Fe^{2+}, Cu^{2+}, Mn^{2+}) mają zdolność zmieniania wartościowości i wchodzą w skład enzymów oksydoredukcyjnych.
4. Pierwiastki mineralne wpływają decydująco na potencjał osmotyczny, siłę ssącą i potencjał wody w komórkach.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

5. Równowaga między kationami jedno- (K^+) i dwuwartościowymi (Ca^{2+}) ma istotny wpływ na uwodnienie koloidów komórkowych. Przewaga jonów K^+ zwiększa stopień uwodnienia.
6. Niektóre jony (np. HPO_4^{-2}) tworzą układy buforowe, stabilizując odczyn komórki.

Niedobór każdego z ważnych pierwiastków należących do makro- i mikroelementów wywołuje określone zaburzenia metaboliczne, które są przyczyną pojawiających się zmian anatomiczno-morfologicznych. Najostrzej objawy niedoboru występują w przypadku deficytu N, P, K, Mg i Ca. Objawy te (chloroza, nekroza) pojawiają się zarówno na starych, jak i młodych liściach. Zależy to od ruchliwości danego pierwiastka, czyli jego możliwości przemieszczania się w roślinie. K, N, P, Mg i Zn są pierwiastkami ruchliwymi, natomiast Ca, Fe, S, B, Cu i Mn są pierwiastkami mało ruchliwymi. Pierwiastki mało ruchliwe nie są odtrasportowane do liści młodych i wraz z opadnięciem liści starych powracają ponownie do gleby.

Deficyt ważnych pierwiastków prowadzi także do zahamowania wzrostu roślin, pojawienia się czerwonofiolotowego zabarwienia liści oraz zaburzeń w powstawaniu nasion i owoców. Obecność trzynastu pierwiastków mineralnych (N, P, K, Ca, Mg, S, Fe, Zn, B, Cu, Mo, Mn, Cl) oraz trzech organogenów (C, H, O) jest bezwzględnie konieczna dla pełnej realizacji cyklu życiowego rośliny (tab. 11). Pierwiastki te występują w roślinach w różnych stężeniach, muszą również znajdować się w formie dostępnej dla roślin. Dostępna forma oznacza formę jonową, w której dany pierwiastek jest przez roślinę pobierany.

Azot jest składnikiem aminokwasów i białek, pobieranym w postaci azotanu lub amonu bądź też z udziałem organizmów plechowych wiążących azot atmosferyczny. Jest on transportowany w postaci zredukowanych związków azotu. Siarka w niektórych aminokwasach służy do utrzymania struktury białek. Fosfor jest niezbędny do budowy błon, kwasów nukleinowych i ATP. Transportowany jest w postaci nieorganicznego fosforu bądź fosforanów cukrów. Jego pobieranie jest wspomagane przez grzyby mikoryzowe. Potas, magnez i wapń są kationami rozpuszczalnymi w wodzie. Potas jest potrzebny do procesów osmoregulacji oraz aktywności enzymów, wapń do stabilności błon i jako wewnątrzkomórkowy przekaźnik informacji, magnez – do aktywności chlorofilu oraz niektórych enzymów. Mikroelementy (Mn, Zn, Cu, Mo)

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Tab. 11. Organogeny i składniki mineralne – występowanie i funkcje

Pierwiastek	Dostępna forma	Stężenie (mmol * kg^{-1} suchej masy rośliny)	Występuje, bierze udział w:
Organogeny i makroelementy			
Wodór	H_2O	60 000	turgor; fotosynteza; węglowodany
Węgiel	CO_2	40 000	węglowodany; białka; metabolizm
Tlen	O_2, CO_2, H_2O	30 000	węglowodany; metabolizm
Azot	NO_3^- (azotan) NH_4^+ (jon amonowy)	1 000	aminokwasy; białka; kwasy nukleinowe
Potas	K^+	250	w postaci wolnego jonu reguluje turgor; kofaktor dla wielu enzymów
Wapń	Ca^{2+}	125	sygnalizacja komórkowa; wiązania w ścianach komórkowych
Magnez	Mg^{2+}	80	chlorofil (fotosynteza)
Fosfor	$H_2PO_4^-$ HPO_4^{2-}	60	fosfolipidy; kwasy nukleinowe; metabolizm ATP
Siarka	SO_4^{2-} (siarczan)	30	aminokwasy i białka
Mikroelementy			
Chlor	Cl^- (chlorek)	3	regulacja turgoru; fotosynteza
Żelazo	Fe^{2+} (jon żelazawy) Fe^{3+} (jon żelazowy)	2	fotosynteza; oddychanie i wiązanie azotu; w cytochromach i białkach niehemowych
Bor	BO_3^{3-}	2	związany w kompleksach w ścianach komórkowych
Mangan	Mn^{2+} Mn^{3+}	1	kofaktor dla różnych enzymów
Cynk	Zn^{2+}	0,3	kofaktor dla różnych enzymów
Miedź	Cu^{2+} Cu^+	0,1	kofaktor dla enzymów i białek przenoszących elektrony
Molibden	MoO_4^{2-} (molibdenian)	0,001	składnik enzymów metabolizmu azotu

są kofaktorami wielu enzymów, żelazo odgrywa ważną rolę w reakcjach utleniania i redukcji.

Niektóre z istotnych dla życia roślin pierwiastków (Zn, Cu, Mn, B, Mo, Fe) mogą stać się toksyczne, jeśli występują w glebie w dużych stężeniach. Poszczególne gatunki roślin znacznie różnią się tolerancją na stężenia toksyczne.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Jak widać, funkcje składników pokarmowych pobieranych przez roślinę z gleby są bardzo różnorodne. Biorą one udział w budowie ważnych substancji roślinnych, są regulatorami procesów osmotycznych i przepuszczalności błon biologicznych. Niektóre z nich są nieodzowne dla działania biokatalizatorów roślinnych (enzymy, witaminy, hormony). Pierwiastki mineralne uczestniczą aktywnie w procesach metabolicznych i rozwojowych rośliny.

6.2.7. Odżywianie mineralne drzew leśnych

Wiele roślin uprawnych wymaga ciągłego uzupełniania składników mineralnych gleby, ponieważ uprawa np. zbóż powoduje zużycie dużych ilości azotu glebowego i innych pierwiastków. Prawidłowa praktyka agrotechniczna polega na utrzymaniu odpowiedniego poziomu składników mineralnych w glebie i zminimalizowaniu dostępności pierwiastków toksycznych. Na przykład wapnowanie, czyli zastosowanie tlenków, wodorotlenków lub węglanów wapnia i magnezu, powoduje neutralizację gleb kwaśnych i zredukowanie toksyczności glinu, dzięki czemu wzrasta dostępność fosforanów.

Zapotrzebowanie drzew leśnych na składniki mineralne jest mniejsze niż u roślin uprawnych, a drzewa leśne mają także mniejsze wymagania niż drzewa owocowe, które tracą corocznie część składników mineralnych z plonem owoców. Jednak pozyskiwanie drewna, zwłaszcza wraz z korą, powoduje częściowe zubożenie gleby w składniki pokarmowe.

Fizykochemiczne właściwości gleb leśnych

W glebach leśnych, których większość należy do lekkich utworów piaskowych o niewielkim udziale koloidów mineralnych, główną rolę w kompleksie sorpcyjnym gleby odgrywa próchnica. Ponieważ molekuły związków humusowych zawierają grupy kwasowe o różnej mocy, przeto stopień ich dysocjacji, a co za tym idzie i pojemność sorpcyjna próchnicy (zdolność wymiennego wiązania jonów) zależy w znacznej mierze od odczynu środowiska i silnie wzrasta wraz ze wzrostem wartości pH. Pojemność sorpcyjna gleby to liczba milirównoważników (lub milimoli) na 100 g gleby. Pojemność sorpcyjna piasków wynosi zwykle od 1do 10, gleb gliniastych od 10 do 20, iłów od 50 do 60, a torfów od 100 do 150.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Wśród czynników określających wartość gleby jako elementu siedliska leśnego na jedno z pierwszych miejsc wysuwa się odczyn gleby. Odczyn gleby jest to cecha roztworu glebowego wyrażona stosunkiem stężeń jonów wodorowych do wodorotlenowych. O kwasowości gleb mówi się wówczas, gdy stężenie jonów wodorowych jest większe od stężenia jonów wodorotlenowych (pH < 7,0). Źródłem czynnych jonów wodorowych w roztworze glebowym są kwasy mineralne i organiczne, kwaśne sole oraz hydrolizujące sole glinowe silnych kwasów. Spośród kwasów mineralnych istotne znaczenie ma kwas węglowy, który w postaci anionu (HCO_3^-) jest wydzielany przez korzenie roślin.

W warunkach naturalnych zakwaszenie gleby powstaje wtedy, gdy kationy zasadowe zostają wypłukiwane w głąb profilu glebowego oraz gdy fitocenoza na produkcję swej biomasy pobiera z gleby więcej składników mineralnych w formie kationowej niż anionowej. Taka sytuacja występuje właśnie w siedliskach leśnych. Powstająca nierównowaga jonów i ładunków elektrycznych jest wyrównywana na drodze wprowadzania do gleby jonów wodorowych z kwasu węglowego (opady, korzenie roślin), co powoduje obniżanie pH gleby. Poza tym w ekosystemie leśnym wyprodukowana biomasa ulega z czasem rozkładowi, wskutek czego składniki mineralne (wśród nich kationy zasadowe) powracają do gleby, neutralizując powstałe tam kwasy i łagodząc zakwaszenie. Tam, gdzie ekosystem leśny odbiega od stanu normalnego (wywóz biomasy, wywóz drewna), powstają warunki do bardziej intensywnego zakwaszenia gleby. Z reguły powierzchniowe poziomy gleb leśnych są silniej zakwaszone niż warstwy głębsze. To powoduje, że korzeniące się głęboko drzewa rosną często w innych warunkach odczynowych niż płytko ukorzenione rośliny runa leśnego.

Istnieje wyraźna zależność rozwoju roślin drzewiastych od odczynu gleb. Optymalny zakres pH gleby zależy nie tylko od gatunku (odmiany) rośliny, ale także od uziarnienia gleby oraz jej zasobności w substancje mineralne i organiczne. W glebach ciężkich, zasobnych w mikroelementy, na pierwszy plan wysuwa się problem struktury gleby i dlatego pożądany jest wysoki stopień nasycenia kompleksu sorpcyjnego gleby kationami wapnia i magnezu, co wiąże się z odczynem obojętnym i zasadowym. Natomiast w lekkich glebach piaskowych, ubogich w mikroelementy, zbyt duże wartości pH nie są wskazane, gdyż utrudniają pobieranie tych pierwiastków śladowych. Wraz ze wzrostem pH zmniejsza się dostępność dla drzew potasu i metalicznych mikroelementów

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

(Fe, Mn, Cu, Zn, Al), natomiast przyswajalność azotu, fosforu (do pH 6) oraz magnezu i molibdenu zwiększa się. Pewien stopień kwasowości gleby jest też dla większości drzew leśnych korzystny, ze względu na symbiozę ich korzeni z grzybami mikoryzowymi.

Poszczególne gatunki drzew różnią się nie tylko pod względem wymagań w stosunku do odczynu gleby (tab. 12), lecz także pod względem zakresu tolerancji na odchylenia od optymalnych warunków. Gatunkiem o małej tolerancji jest np. jawor, średnią tolerancję wykazują buk, świerk, lipa wielkolistna i topola czarna, tolerancję dużą mają sosna zwyczajna, wejmutka, lipa drobnolistna, modrzew syberyjski, grab, jesion i inne.

Tab. 12. Optymalne przedziały pH sprzyjające rozwojowi drzew

Gatunek	pH
Jodła pospolita	7,0–7,5
Jodła syberyjska	4,5–5,5
Jawor	6,0–6,5
Sosna zwyczajna	5,0–6,0
Świerk pospolity	5,0–6,5
Buk zwyczajny	5,5–6,5
Brzoza brodawkowata	5,5–7,5
Dąb szypułkowy	6,0–7,0
Grab zwyczajny	5,5–6,0
Klon zwyczajny	6,0–6,5
Jesion wyniosły	6,0–6,5
Kasztanowiec zwyczajny	6,5–7,0
Wiąz szypułkowy	5,5–7,5

Na odczyn niektórych siedlisk leśnych wpływają także silnie imisje przemysłowe (SO_2, H_2SO_4), które w postaci tzw. kwaśnych deszczów, imisji alkalicznych (pyły cementowni, zakładów wapienniczych i inne), wpływają na kwasowość względnie zasadowość gleb leśnych. W procesach degradowania gleb i destabilizacji ekosystemów leśnych przez kwaśne deszcze istotną rolę

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

odgrywają związki glinu. Powyżej pH 4,2 stężenie jonów Al^{3+} w roztworze glebowym może osiągać wartości, które drastycznie ograniczają wzrost roślin. Toksyczne jony glinu uszkadzają głównie ściany komórkowe i strukturę korzeni wraz ze współżyjącymi grzybami mikoryzowymi.

Skład chemiczny gleb jest ogromnie zróżnicowany, w zależności od skały macierzystej i typu gleby (tab. 13).

Spośród różnych pierwiastków chemicznych, stopniowo przechodzących do roztworu glebowego w procesie rozkładu minerałów glebowych i mineralizacji próchnicy, drzewa selektywnie pobierają niezbędne dla swego rozwoju makro- i mikroelementy mineralne.

Tab. 13. Procentowa zawartość substancji mineralnych i organicznych w różnych typach gleb

Składniki	Gleba bielicowa	Gleba brunatna	Rędziny czarnoziemne	Gleba bagienna
Substancje mineralne	98,00	97,62	87,94	15,82
Substancje organiczne	2,00	2,48	12,06	84,18

Zapotrzebowanie i pobieranie składników mineralnych

Porównanie ilości składników odżywczych zużywanych przez drzewa leśne i rośliny uprawne wskazuje, że drzewa wykorzystują mineralne substancje pokarmowe bardziej ekonomicznie (tab. 14).

Drzewa leśne mają także mniejsze wymagania niż drzewa owocowe, gdyż znaczna część pokarmów mineralnych pobieranych przez te drzewa jest usuwana wraz z plonem owoców. Jednak pozyskiwanie drewna z drzewostanów, zwłaszcza wraz z korą, powoduje pewne zubożenie gleby leśnej w składniki pokarmowe.

Gatunki drzew iglastych, generalnie rzecz biorąc, mają mniejsze zapotrzebowanie na pokarmy mineralne niż drzewa liściaste (tab. 15).

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Tab. 14. Przeciętne ilości (kg) pierwiastków niezbędne do wytworzenia jednej tony suchej masy roślinnej (wg: T. Puchalski, Z. Prusinkiewicz, 1968, zmodyfikowane)

Pierwiastki	Drzewa leśne	Rośliny uprawne
Azot	4–7	10–17
Fosfor	0,3–0,6	2–3
Potas	1–5	8–26
Wapń	3–9	3–8

Tab. 15. Roczne zużycie substancji mineralnych (kg/ha) przez drzewostany sosnowe i bukowe

Drzewostan	N	P	K	Ca	Mg	Suma
Sosnowy	51,1	4,5	16,6	22,8	4,2	99,2
Bukowy	57,2	4,0	47,7	59,0	8,5	176,4

Zapotrzebowanie poszczególnych gatunków drzew na określone składniki nie jest jednak stałe i zmienia się wraz z ich wiekiem. Ogólnie drzewa leśne podzielić można na trzy grupy w zależności od zapotrzebowania na składniki mineralne:

1) **megatrofy** – drzewa o dużych wymaganiach (np. jesion, jawor, wiąz górski, dąb szypułkowy);
2) **mezotrofy** – drzewa o średnich wymaganiach (np. dąb bezszypułkowy, buk, lipa, olsza czarna, grab, klon zwyczajny, osika, topola biała, topola czarna, modrzew, jodła, świerk);
3) **oligotrofy** – drzewa o małych wymaganiach (np. dąb czerwony, brzoza, olsza szara, sosna zwyczajna).

W badaniach nad mineralnym odżywianiem drzew stosuje się analizę składników pokarmowych w glebie oraz analizę składu chemicznego roślin (tab. 16).

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Największe zapotrzebowanie na składniki mineralne w drzewostanach leśnych przypada stosunkowo wcześnie, w okresie pełnego zwarcia. Wówczas liście i gałęzie wykazują dużą zawartość składników mineralnych i obserwuje się optymalny rozwój korony (tab. 17). U sosny zwyczajnej to wiek około 25 lat na dobrych (zasobnych) stanowiskach i około 35 lat na stanowiskach gorszych (ubogich). U buka na dobrych stanowiskach to wiek około 45 lat.

Tab. 16. Procentowe stężenia pierwiastków w suchej masie różnych organów sosny zwyczajnej

Pierwiastek	Igły	Pędy siewek	Drewno pni	Kora	Korzenie
N	1,17–2,91	2,02–2,81	10,11–0,15	0,40	0,11–0,33
P	0,03–0,52	0,06–0,32	0,005–0,014	0,047	0,009–0,058
K	0,28–2,48	0,58–1,08	0,027–0,046	0,119	0,081–0,306
Ca	0,05–1,02	0,14–0,67	0,044–0,130	0,526	0,079–0,17
Mg	0,03–0,14	0,09–0,18	0,010–0,026	0,033	0,021–0,08

Na wyprodukowanie 1 m^3 drewna sosna zużywa 1,7 kg N; 0,6 kg P; 1,1 kg K i 1,9 kg Ca, podczas gdy świerk odpowiednio 2,1 kg N; 1,1 kg P; 1,8 kg K i 2,5 kg Ca. Wymagania drzew liściastych są wielokrotnie wyższe i to zarówno w stadium siewek, jak i dojrzałych drzew.

Tab. 17. Zawartość pierwiastków (kg · ha^{-1}) w różnych organach i tkankach sosny zwyczajnej

Organy	Sucha masa (kg)	N	P	K	Ca
Igły	4,7	51,1	5,5	19,1	24,7
Gałęzie	16,7	53,3	6,6	29,2	35,9
Kora	14,3	37,0	5,7	19,1	83,1
Drewno	83,1	64,0	4,9	32,6	60,6
Razem	118,9	205,4	22,8	99,9	202,0

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Drzewa leśne różnią się także pod względem wykorzystania różnych form azotu glebowego. Drzewa liściaste, jak dęby, jesion, buk, pobierają azot głównie w postaci jonów azotanowych, natomiast drzewa iglaste – w formie azotanowej i amonowej.

Gospodarka mineralna drzew leśnych charakteryzuje się tym, że większość składników mineralnych, pobranych przez drzewa z gleby, powraca do niej wraz z opadem ściółki (igieł, liści). Stosunkowo nieduża część składników mineralnych zawarta w drewnie usuwana jest z obiegu przy jego pozyskiwaniu. Olbrzymia większość substancji mineralnych pobieranych z gleby (od $\frac{2}{3}$ do $\frac{3}{4}$) służy do budowy liści u roślin drzewiastych. Dzięki temu znaczna ilość składników odżywczych powraca do gleby z corocznym opadem igieł i liści, a także drobnych gałązek, owoców, szyszek itd. Zatem po mineralizacji ściółki substancje mineralne mogą być ponownie pobierane przez korzenie drzew. Stosunkowo niska zawartość składników mineralnych w glebie leśnej jest w pewnej mierze rekompensowana intensywnością ich biologicznego obiegu w układzie: gleba–drzewo–gleba, przy założeniu, że obieg jest sprawny. Zakłócenia naturalnego obiegu pierwiastków mogą być jednak powodowane np. pożarami, zakładaniem dużych zrębów zupełnych, uprawą monokultur sosnowych bądź świerkowych na siedliskach lasów i borów mieszanych, czynnikami hamującymi rozkład ściółki i innymi.

Drzewa rosnące w biocenozach leśnych mają z reguły dobrze rozwinięte systemy korzeniowe, dlatego mogą korzystać ze składników mineralnych głębokich warstw gleby, których zasobność, odczyn, wilgotność itd. jest inna niż warstw powierzchniowych. Drzewa leśne korzystają nie tylko z łatwo przyswajalnych składników mineralnych roztworu glebowego i kompleksu sorpcyjnego gleby, lecz także z jonów uruchamianych stopniowo w procesie powolnego wietrzenia minerałów glebowych i mineralizacji próchnicy. Korzenie drzew mają ponadto dużą zdolność wydzielania do ryzosfery substancji chemicznych, które służą do rozpuszczania trudno przyswajalnych składników mineralnych.

Wszystkie te przyczyny powodują, że nawet ubogie piaskowe gleby leśne mogą być, przy sprzyjającym układzie warunków fizycznych, chemicznych i biologicznych, odpowiednio zasobne, aby w pełni zaspokajać potrzeby pokarmowe drzew leśnych. Warunkiem możliwości wykorzystania pokarmów zawartych w ściółce i odpadach jest ich prawidłowy rozkład i mineralizacja. Gleba w drzewostanach iglastych zawiera zwykle więcej materii organicznej niż w drzewosta-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

nach liściastych, gdyż igliwie rozkłada się wolniej. Przyspieszenie tego procesu jest możliwe przez wprowadzenie do drzewostanów iglastych odpowiednich gatunków roślin liściastych, celem wzbogacenia gleby i ściółki w wapń.

Nawożenie mineralne drzew leśnych

W rolnictwie głównym zadaniem nawożenia mineralnego jest bezpośrednie dokarmianie roślin uprawnych i uzupełnianie niedoborów określonych składników pokarmowych. W leśnictwie natomiast ważna jest rola składników nawozowych w usprawnianiu fizycznych, chemicznych i mikrobiologicznych właściwości gleby. Chodzi o długofalowe oddziaływanie nawożenia gleby na drzewostan. Istnieje zatem określona specyfika nawożenia w leśnictwie. Duża produkcyjność gleb leśnych uwarunkowana jest głównie znaczną intensywnością biologicznego obiegu składników mineralnych. Stosując nawożenie, należy więc zwracać uwagę nie tyle na uzyskanie określonej koncentracji składników mineralnych w glebie, ile na usuwanie przeszkód utrudniających ich szybkie i harmonijne krążenie w układzie: gleba ⇄ drzewostan.

Na ubogich glebach piaskowych o mało pojemnym kompleksie sorpcyjnym długotrwałych efektów nawożenia można oczekiwać, gdy obok nawozów zastosuje się specjalne zabiegi fitomelioracyjne (wprowadzenie podszytów, roślin motylkowych itp.). Chodzi o intensyfikację sorpcji i zmniejszenie wypłukiwania nawozów, uaktywnienie mikrobiologicznych procesów humifikacji i mineralizacji substancji organicznych, lepsze wykorzystanie składników mineralnych zawartych w głębszych poziomach gleby i w skale macierzystej oraz korzystny wpływ na fizyczne właściwości gleby.

Rabunkowa gospodarka leśna, postępujące zniszczenie lasów, ciągle zwiększające się zapotrzebowanie na drewno, wymuszają poszukiwanie środków zwiększenia produkcji drewna, między innymi przez stosowanie nawożenia. Metody badań żywienia mineralnego drzew obejmują doświadczenia w formie kultur wodnych i piaskowych, doświadczenia wazonowe i terenowe z zastosowaniem dawek nawozowych na powierzchniach leśnych w szkółkach, a także w drzewostanach różnych klas wieku.

W szkółkach leśnych należy się liczyć z corocznym ubytkiem z gleby znacznych ilości substancji mineralnych, które zostały pobrane przez sadzonki i są wraz z nimi usuwane. Zubożenie gleby w szkółkach jest także powodowane wypłukiwaniem składników pokarmowych. Poprawa warunków

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

mineralnego odżywiania w tym przypadku przyczynia się do zwiększenia wysokości, grubości oraz ciężaru siewek i sadzonek, zwiększenia liczby odgałęzień na strzałce oraz ogólnego polepszenia jakości materiału sadzonkowego. Aby to osiągnąć, trzeba zadbać także o optymalny układ innych czynników środowiskowych. Na przykład złe oświetlenie i niedobór wody w szkółce mogą całkowicie zniwelować efektywność nawożenia, ponieważ wzrost i rozwój sadzonek będzie ograniczony niedoborem asymilatów i wody. Z drugiej strony przedawkowanie nawozami gleby może powodować zmniejszenie odporności sadzonek na suszę, mrozy i porażenie przez patogeny i pasożyty. Najważniejszy jest azot, który jest głównym budulcem związków organicznych, głównym elementem decydującym o wzroście i rozwoju rośliny oraz przyroście drewna. Jego niedobór prowadzi do zahamowania wzrostu i rozwoju, natomiast nadmiar azotu objawia się niskim stosunkiem części korzeniowej do części nadziemnej sadzonek, ogólnym spadkiem odporności itp., co także wpływa niekorzystnie na dalszy rozwój rośliny. Opracowanie właściwego programu nawożenia w szkółkach wymaga wzięcia pod uwagę właściwości gatunkowych materiału sadzeniowego, warunków glebowych oraz warunków klimatycznych.

W drzewostanach naturalnych także jedynie kompleksowe podejście do wszystkich elementów ekosystemu leśnego zapewnić może trwałe i gospodarczo opłacalne efekty nawożenia lasów. Jest to szczególnie potrzebne przy rekultywacji siedlisk zdegradowanych przez pożary, wypas, wygrabianie ściółki, utrzymywanie czystych monokultur sosnowych bądź świerkowych na siedliskach borów czy lasów mieszanych.

Stwierdzono, że pod wpływem dobrze dobranych składników nawozowych (głównie N, K, P) następuje istotne zwiększenie aparatu asymilacyjnego oraz wigoru metabolicznego, co wpływa pozytywnie na przyrosty drzew zarówno na wysokość, jak i grubość.

Nawozy mineralne można rozsiewać w postaci stałej lub w roztworach wodnych na całej powierzchni gleby, rzędowo lub punktowo w miejscach siewu bądź sadzenia oraz wokół rosnących drzew. Nawożenie azotowe stosuje się zwykle przed rozpoczęciem sezonu wegetacyjnego. Nawożenie fosforowe i wapniowe dobrze jest stosować jesienią.

Nawozy wapniowe i azotowe stosuje się także w celu przyspieszenia procesów rozkładu ściółki i próchnicy do składników mineralnych. Można

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

w ten sposób regulować także odczyn gleby, co wpływa na skład gatunkowy i aktywność biologiczną organizmów glebowych.

Podsumowując, należy podkreślić, że stosowanie nawożenia w szkółkach oraz naturalnych siedliskach leśnych jest zabiegiem szeroko stosowanym i pozytywnym. Należy jednak pamiętać, że nawożenie jest ostrą ingerencją w naturę ekosystemów leśnych i może być stosowane tylko w sposób racjonalny, a więc poprzedzony badaniami skuteczności i rachunkiem ekonomicznym. Nawożenie może poprawić zdrowotność i wigor rozwojowy drzew zagrożonych zanieczyszczeniem środowiska. Ten sposób ratowania drzewostanów sprawdził się w przypadku różnych gatunków drzew iglastych i liściastych. Nawożenie ma niejednokrotnie także korzystny wpływ na jakość i zdolność do kiełkowania nasion drzew leśnych. Pozytywny efekt zależy jednak od stosowanej dawki nawozu, wieku, fazy rozwojowej drzewa, a także warunków glebowo-klimatycznych.

6.3. Fotosynteza

6.3.1. Ogólna charakterystyka fotosyntezy

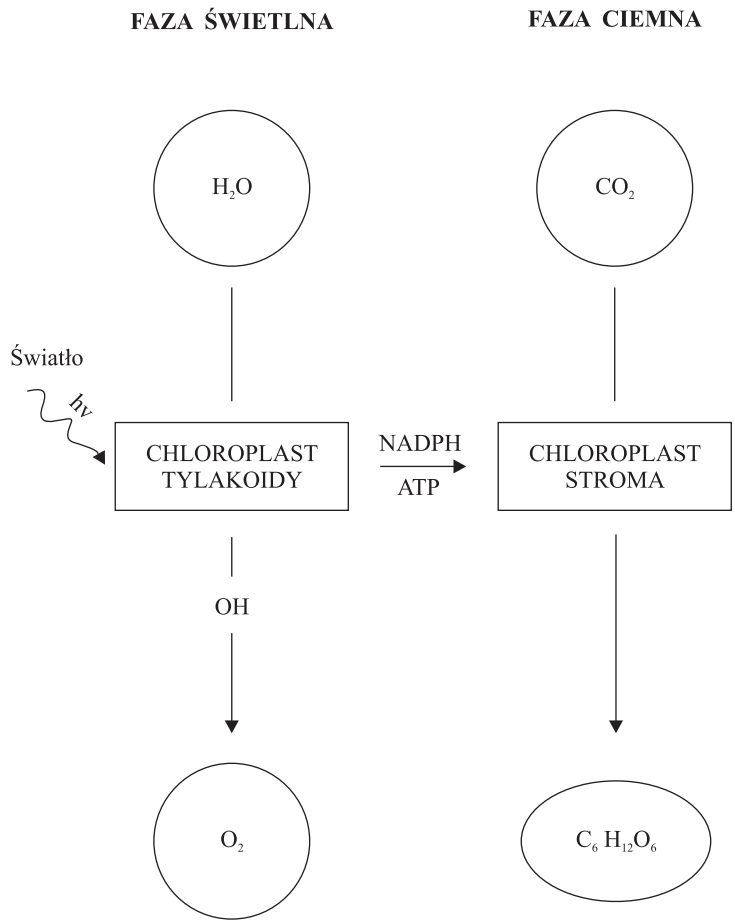
Fotosynteza jest unikalnym procesem przemiany energii świetlnej w energię wiązań chemicznych. Przemiana ta umożliwia wytworzenie z dwutlenku węgla i wody związków organicznych. Proces ten funkcjonuje u wszystkich roślin zielonych (zawierających chlorofil) oraz u niektórych bakterii i pierwotniaków. W reakcjach fotosyntezy bierze udział dwutlenek węgla i woda. Kosztem energii świetlnej następuje fotoliza H_2O i redukcja CO_2. Produktami są związki organiczne (cukrowce – produkty pierwotne) oraz tlen. Nieliczne bakterie (tzw. chemoautotrofy) przeprowadzają także asymilację dwutlenku węgla na drodze karboksylacji – jest to proces chemosyntezy. Chemoautotrofy wykorzystują do tworzenia związków organicznych energię uzyskiwaną podczas utleniania związków chemicznych. Chemosynteza ma jednak tylko znaczenie marginalne. Podstawowym procesem służącym jako źródło energii metabolicznej dla wszystkich organizmów żyjących na naszej planecie jest fotosynteza. Niemal wszystkie związki organiczne powstają bezpośrednio lub pośrednio w wyniku tego procesu.

Wprawdzie sumaryczne równanie fotosyntezy przedstawia się pozornie prosto:

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

$$6\,CO_2 + 6\,H_2O \xrightarrow[\text{chloroplasty}]{\text{energia świetlna}} C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2$$

to jednak w rzeczywistości jest to bardzo skomplikowany proces metaboliczny, w którym wyróżnić można dwie oddzielne fazy: fazę świetlną (fotochemiczną) wymagająca udziału światła i fazę ciemną (biochemiczną), złożoną z reakcji enzymatycznych zachodzących bez bezpośredniego zaangażowania światła. W fazie ciemnej wykorzystywana jest energia chemiczna (ATP i NADPH) powstała w fazie świetlnej fotosyntezy (rys. 159).



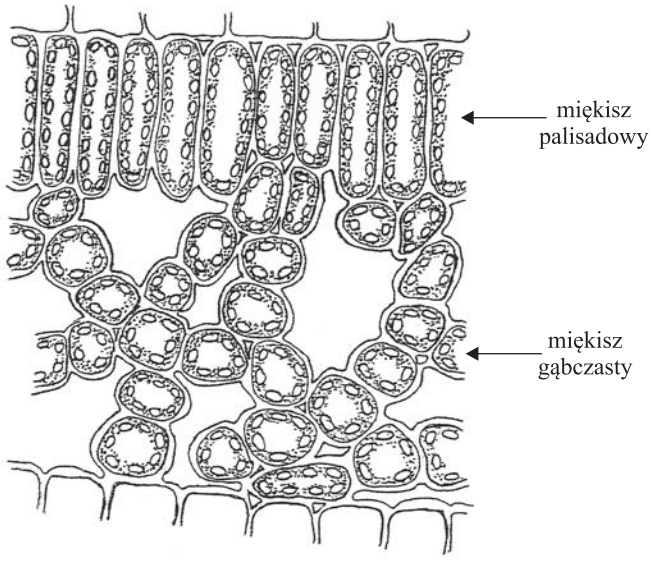
Rys. 159. Ogólny schemat fotosyntezy

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Liść jako główny organ fotosyntezy

Liście są wyspecjalizowanymi organami, w których zachodzi fotosynteza. Może ona przebiegać również w innych organach zielonych, jak łodyga, owoce, liścienie. Spłaszczenie blaszki liściowej powoduje jednak wielokrotne zwiększenie powierzchni absorpcyjnej dla energii świetlnej i dwutlenku węgla. Duża powierzchnia liścia i silnie rozwinięte przestwory międzykomórkowe, a także obecność szparek w skórce liści, umożliwiają łatwy dostęp atmosferycznego CO_2, parowanie wody i uwalnianie się tlenu.

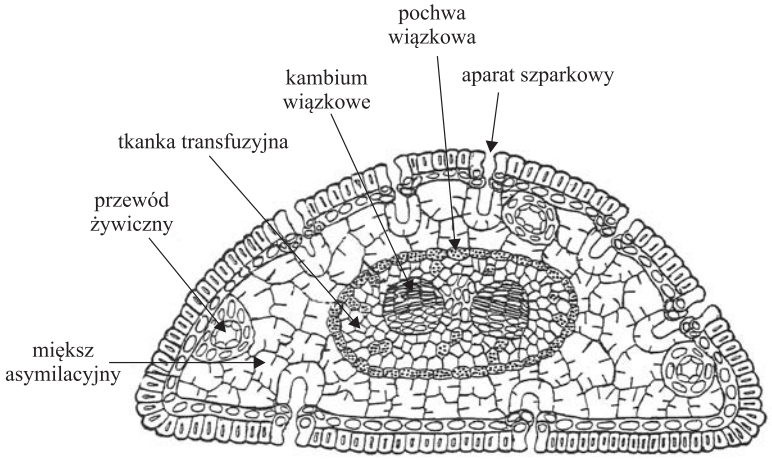
Górna skórka liścia tworzy bezbarwną warstwę ochronną, przez którą światło dociera z łatwością do mezofilu, stanowiącego wyspecjalizowaną tkankę układu fotosyntetyzującego. Specjalizacja mezofilu polega na dużej liczbie chloroplastów, korzystnym dla pochłaniania światła ich rozmieszczeniu oraz na takim ułożeniu komórek, które sprzyja odprowadzaniu asymilatów i zapewnia dobrą wymianę gazową. Często mezofil jest zróżnicowany na miękisz palisadowy (z dużą liczbą chloroplastów) i miękisz gąbczasty (z dużymi przestworami międzykomórkowymi) (rys. 160).



Rys. 160. Miękisz asymilacyjny w liściu rośliny dwuliściennej

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Gęsta sieć wiązek przewodzących w mezofilu zapewnia dopływ wody i soli mineralnych oraz transport asymilatów. U drzew iglastych miękisz asymilacyjny nie jest zróżnicowany na tkankę palisadową i gąbczastą, składa się z jednakowych komórek mezofilu (rys. 161).



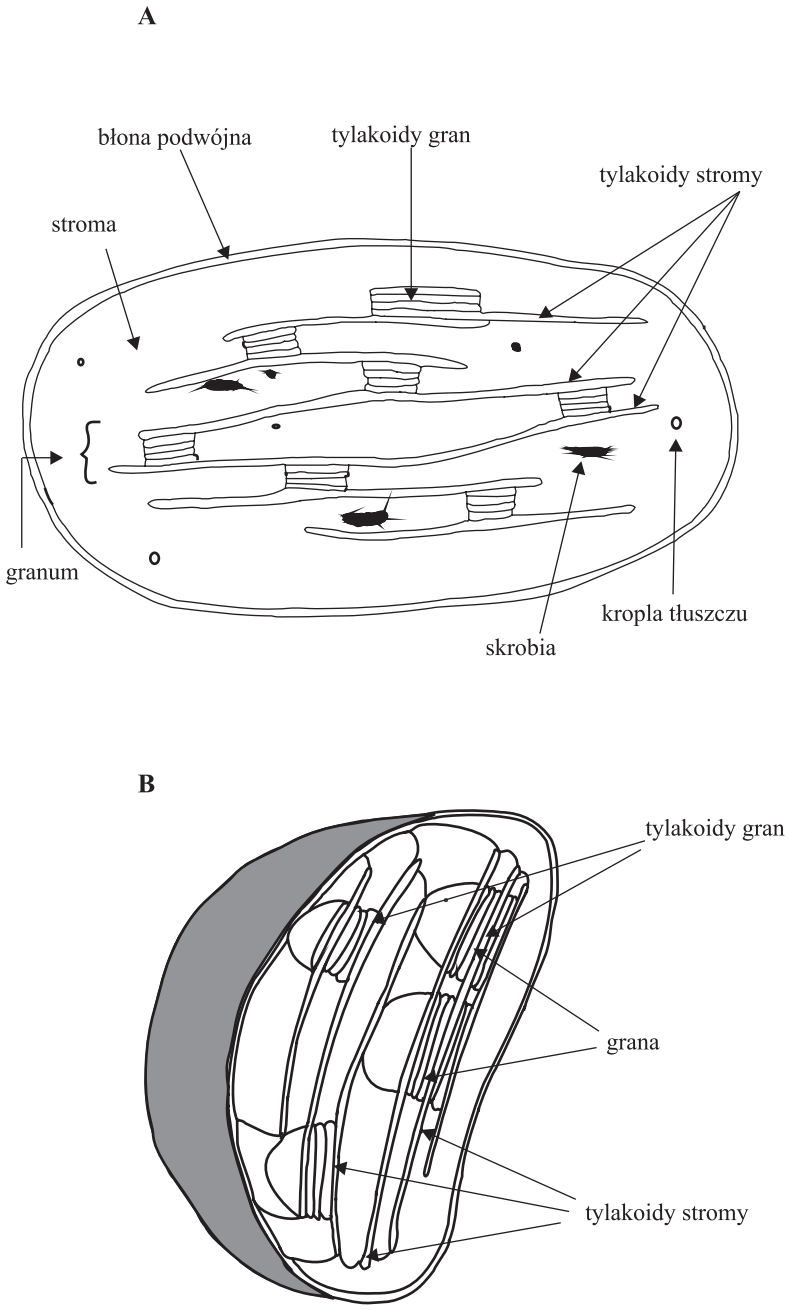
Rys. 161. Budowa igły sosny (wg: Broda 2002, zmodyfikowane)

Wielki wpływ na budowę anatomiczną liści mają warunki świetlne. U roślin wystawionych na działanie intensywnego światła wytwarzają się dwie do trzech warstw miękiszu palisadowego, natomiast w liściach rosnących w warunkach zacienienia miękisz palisadowy jest silnie zredukowany. W liściach silnie zacienionych, np. buka, jaworu, grabu czy dębu, może dojść do całkowitego zaniku miękiszu palisadowego. Pozostaje wtedy niezróżnicowany miękisz zieleniowy z dużymi przestworami międzykomórkowymi. Warunki świetlne modyfikować mogą nie tylko grubość blaszki liściowej i mezofilu, ale także liczbę komórek górnej i dolnej skórki, liczbę szparek oraz wykształcenie wiązek przewodzących.

Struktura aparatu fotosyntetycznego

Organellami komórkowymi, w których odbywa się proces fotosyntezy, są chloroplasty (rys. 162). Chloroplasty występują u prawie wszystkich organizmów zdolnych do fotosyntezy, z wyjątkiem sinic i fotosyntetyzujących bakterii. W ko-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 162. Budowa (A) i przestrzenny obraz (B) chloroplastu

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

mórkach niektórych glonów występują chloroplasty bezgranowe, a w bakteriach i sinicach proces fotosyntezy zachodzi w chromatoplazmie bądź chromatoforach.

Chloroplasty otoczone są podwójną błoną. W środku znajduje się stroma (matrix) oraz rozbudowany system wewnętrznych błon tylakoidów. Tylakoidy występują w kształcie spłaszczonych woreczków, tworząc system lamelarny chloroplastu. W skład tego systemu wchodzą talakoidy gran (ułożone w stosy) oraz tylakoidy stromy (intergrana) łączące poszczególne grana w stromie. Lipoproteinowe błony tylakoidów mają grubość właściwą błonom elementarnym (7–12 nm). W błonach tylakoidów gran znajdują się barwniki fotosyntetyczne (chlorofile, karotenoidy, fikobyliny) (rys. 163). Błony te zawierają funkcjonalne jednostki fotosyntetyczne (kwantosomy), wyposażone w układy służące przemianie energii.

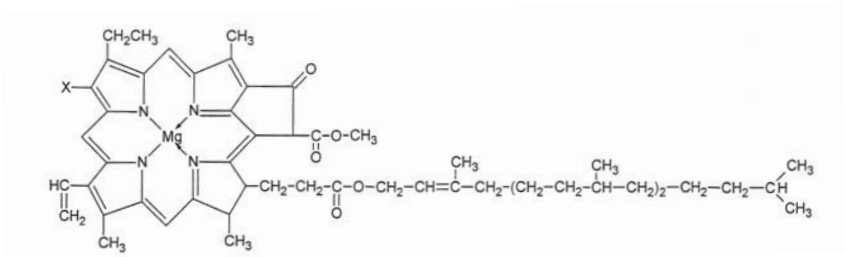
Poszczególnym strukturom chloroplastów przypisane są określone funkcje. System lamelarny jest ośrodkiem reakcji świetlnych fotosyntezy, w stromie zaś zachodzą reakcje ciemne fotosyntezy. W stromie chloroplastu znajduje się także chloroplastowy DNA (chlDNA), rybosomy 70S oraz pozostałe składniki aparatu syntezy białka chloroplastowego. Ważniejsze składniki chemiczne chloroplastów to chlorofil a (5–10% suchej masy), karotenoidy (2–4%), białka (około 50%), lipidy (25–45%) oraz niewielkie ilości kwasów nukleinowych, cukrowców i innych metabolitów.

Mechanizm wymiany gazowej

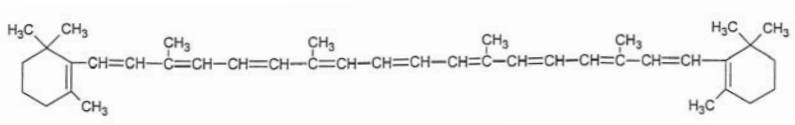
Wymiana gazowa następuje głównie przez aparaty szparkowe. Z atmosfery pobierany jest dwutlenek węgla (0,03% atmosfery), natomiast na zewnątrz do atmosfery wydzielany jest tlen (21% atmosfery). Pobrany CO_2 dyfunduje do komórek mezofilu i przestworów międzykomórkowych, gdzie częściowo rozpuszcza się w wodzie, tworząc kwas węglowy (HCO_3). W stromie chloroplastu dwutlenek węgla wykorzystywany jest do syntezy związków organicznych. Natomiast tlen, uwolniony w wyniku rozkładu wody w fazie świetlnej fotosyntezy, gromadzi się w przestworach międzykomórkowych, skąd dyfunduje na zewnątrz przez szparki. Zamknięcie szparek uniemożliwia wymianę gazową, ograniczona fotosynteza może jednak przejściowo zachodzić przy wykorzystaniu CO_2 wytworzonego w procesie oddychania i tlenu powstającego w fazie świetlnej fotosyntezy.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

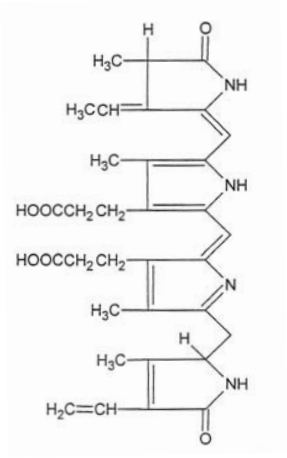
A



B



C



Rys. 163. Wzory strukturalne barwników fotosyntetycznych: (A) chlorofil a – x = CH_3 chlorofil b – x = CHO, (B) betakaroten, (C) fikobilina

6.3.2. Faza świetlna fotosyntezy

Proces fotosyntezy polega na przekształcaniu substancji nieorganicznych (CO_2 i H_2O) w związki organiczne (asymilaty) przy uzyciu energii świetlnej. Wytworzone asymilaty zawierają przyswojoną energię oraz części składowe pobra-

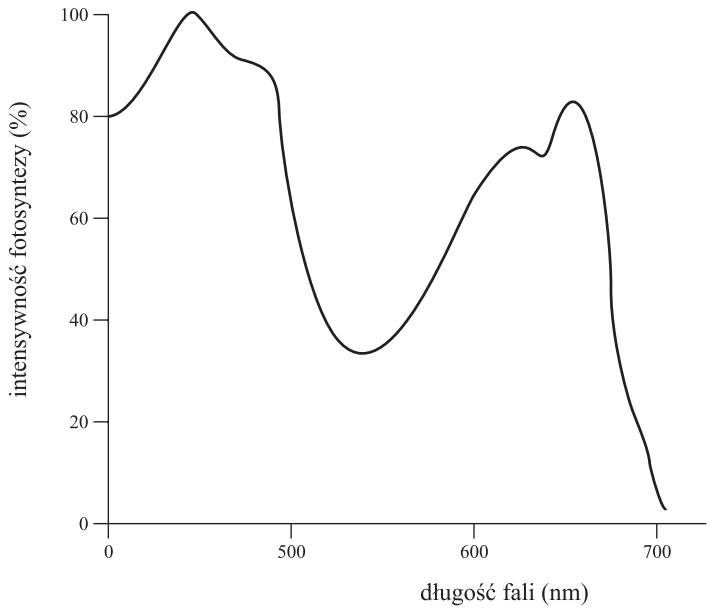
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

nych substancji. Dochodzi więc do przekształcenia zarówno energii (świetlnej w chemiczną), jak i materii (związki nieorganiczne w związki organiczne).

W fazie świetlnej fotosyntezy energia świetlna (elektromagnetyczna) pochłonięta przez barwniki fotosyntetyczne zostaje przekształcona w potencjalną energię wiązań chemicznych. Faza ta przebiega w błonach tylakoidów gran i rozpoczyna się od absorpcji światła przez barwniki oraz rozszczepienia (fotolizy) wody pod wpływem energii świetlnej pochłoniętej i przetworzonej przez chlorofil. W wyniku rozkładu wody wydziela się tlen oraz uwalniają się atomy wodoru i elektrony. Elektrony są następnie transportowane przez pośredniki, zachodzi także proces fosforylacji fotosyntetycznej, czyli powstanie ATP.

Absorpcja światła

Faza świetlna rozpoczyna się absorpcją światła przez barwniki fotosyntetyczne. Światło czynne fotosyntetycznie (PhAR) obejmuje zakres długości fal (λ) od 400 do 700 nm, jednak efektywne fotosyntetycznie jest głównie światło czerwone (600–700 nm) oraz światło niebieskie (400–500 nm) (rys. 164). Światło ma właściwości zarówno falowe, jak i korpuskularne (fotony lub kwanty energii).



Rys. 164. Widmo promieniowania fotosyntetycznie czynnego (PhAR)

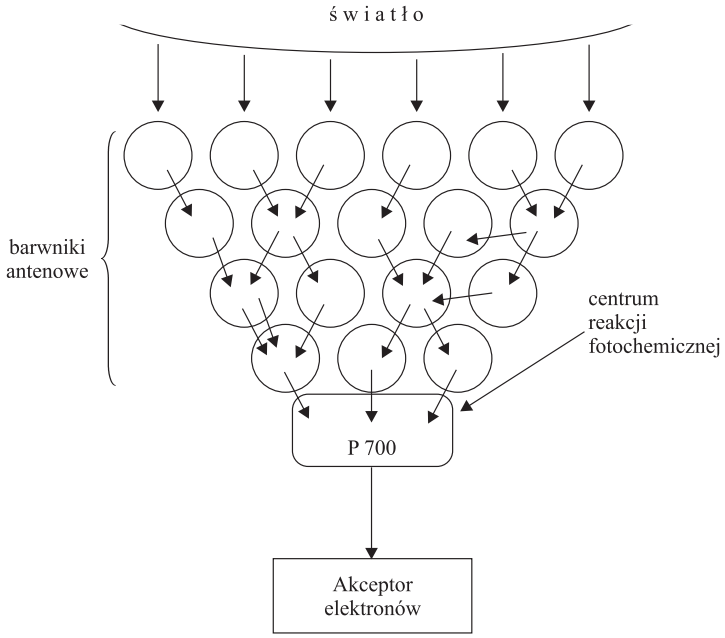
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Ilość energii zawartej w fotonie jest odwrotnie proporcjonalna do długości fali. Fale krótsze mają więc energię większą niż fale dłuższe. Receptorami światła są barwniki fotosyntetyczne zlokalizowane w błonach tylakoidów. Głównym barwnikiem fotosyntetycznym jest chlorofil a, natomiast barwnikami pomocniczymi są: chlorofil b, karoteny, ksantofile i fikobyliny. Absorpcja kwantu energii przez barwnik wprowadza go w stan wzbudzenia, tzn. powoduje jego przejście na wyższy poziom energetyczny. Wiąże się to ze zmianą orbity elektronu cząsteczki barwnika na bardziej oddaloną od dotychczasowej. Stan pobudzenia jest nietrwały, elektrony powracają do poziomu podstawowego, uwalniając energię. W procesie fotosyntezy czas ten jednak jest wystarczający, aby odbył się transport elektronów przez pośredniki i energia została związana w postaci ATP. Jest to niezbędne, aby mogła następnie zajść synteza asymilatów.

Barwniki fotosyntetyczne tworzą w błonach tylakoidów kompleksy z białkami i lipidami. Kompleks taki, zwany **jednostką fotosyntetyczną**, tworzy kilkaset cząsteczek chlorofili a i b oraz barwniki pomocnicze. Barwniki są ułożone w postaci płaskich warstw w błonie tylakoidu i tak zorientowane, by pochłaniać docierające promieniowanie. W centrum takiego kompleksu (**centrum reakcji fotochemicznej**) znajdują się dwie cząsteczki chlorofilu a, otoczone przez kilkaset (200–500) cząsteczek tworzących tzw. kompleks antenowy. Cała ta struktura stanowi **fotoukład** (fotosystem). Tak więc olbrzymia większość barwników w jednostce fotosyntetycznej odgrywa tylko rolę pomocniczą. Pełnią one funkcję „anten", pochłaniając energię elektromagnetyczną, która następnie przemieszcza się do centrum reakcji fotoukładu, powodując przejście będących tam dwu cząsteczek chlorofilu a w stan wzbudzenia. Energia ta migruje na zasadzie rezonansowego transferu energii (rys. 165). Powstały wysokoenergetyczny elektron z chlorofilu a jest wybity z fotoukładu i przejęty przez określony akceptor elektronów, co rozpoczyna przepływ elektronów przez przenośniki oraz proces fosforylacji fotosyntetycznej. Wiedzie to do powstania produktów fazy świetlnej, tzn. NADPH i ATP.

W chloroplastach występują dwa różne fotoukłady: PSI i PSII. W obu centra reakcji fotochemicznej tworzą dwie cząsteczki chlorofilu a, połączone z różnymi białkami. Centrum PSI absorbuje promieniowanie o długości fali 700 nm, centrum PSII zaś o długości fali 680 nm. PSI zlokalizowany jest na tylakoidach stromy, natomiast PSII – na tylakoidach gran. W kompleksach fotoukładów znajdują się także białka stanowiące ważne elementy systemów

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 165. Schemat fotoukładu PSI

antenowych. Pośredniczą one w przekazywaniu energii wzbudzenia elektronowego do centrum reakcji oraz wiążą przenośniki elektronów.

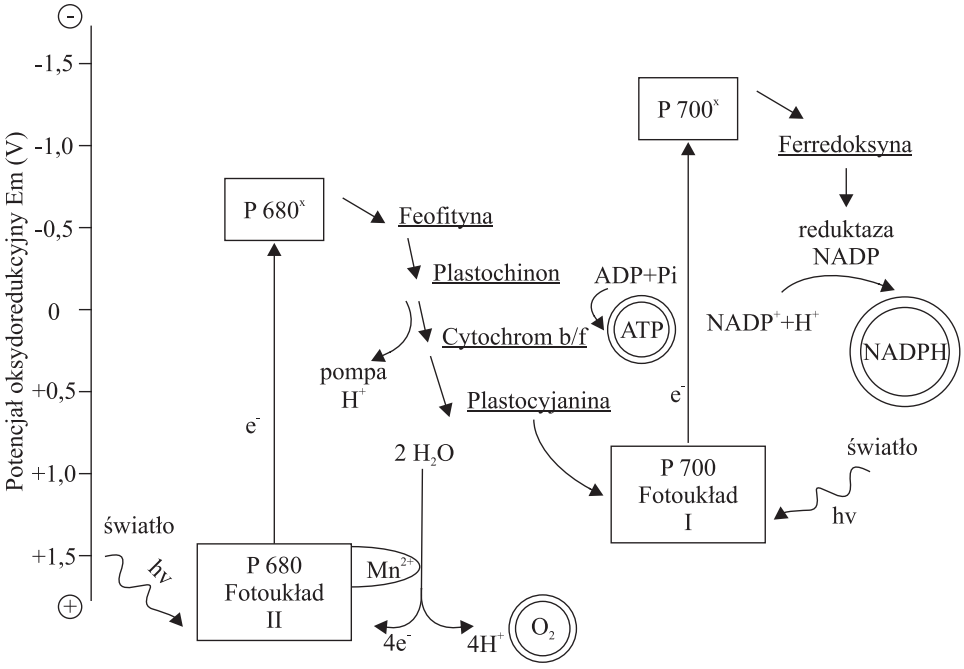
Transport elektronów i fosforylacja fotosyntetyczna

Energia świetlna powoduje wzbudzenie elektronów w cząsteczkach chlorofilu a, znajdujących się w centrum reakcji fotochemicznej fotoukładu II (PSII). Para uwolnionych elektronów jest przekazana na łańcuch transportu. Brakujące elektrony we wzbudzonym chlorofilu zostają zastąpione elektronami oderwanymi od cząsteczki wody. Następuje proces **rozkładu wody** (fotoliza), katalizowany przez kompleks enzymatyczny zawierający jony Mn^{2+}, Ca^{2+} i Cl^{-}. Proces ten zachodzi, ponieważ pozbawione części elektronów cząsteczki chlorofilu a, w centrum reakcji PSII, stają się silnymi reduktorami i odrywają elektrony od cząsteczki wody, która rozpada się w myśl reakcji: $2H_2O \rightarrow O_2 + 4H^+ + 4\ e^-$.

Jest to bardzo ważna reakcja, bo w jej wyniku powstaje tlen, który jest następnie uwalniany w drodze dyfuzji do atmosfery. Jest to jedyna droga utrzymywania w atmosferze naszej planety poziomu tlenu na wysokości około 21%.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Jony H^+ (protony) są uwalniane do wnętrza tylakoidu, a wysokoenergetyczne (po zaabsorbowaniu energii świetlnej) elektrony z centrum reakcji PSII przechodzą na akceptory łańcucha transportu elektronów, które zlokalizowane są w błonach tylakoidów gran (rys. 166). Stanowią one siłę motoryczną zachodzącej fosforylacji fotosyntetycznej (wytworzenia ATP).

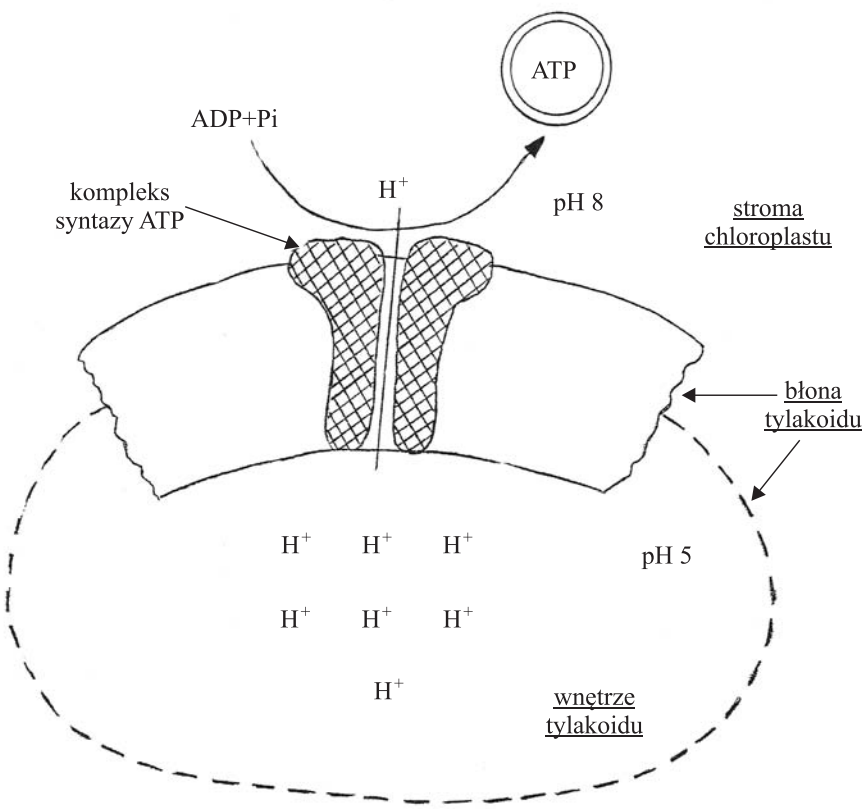


Rys. 166. Schemat niecyklicznego fotosyntetycznego przepływu elektronów. P_{680} i P_{700} – formy chlorofilu (a) w centrach reakcji PSII i PSI. X – stan wzbudzony

Pierwszym akceptorem elektronów wybitych z chlorofilu a w centrum reakcji fotoukładu II jest **feofityna**. Następnie, zgodnie z gradientem potencjału oksydoredukcyjnego, elektrony przemieszczają się na **plastochinon** przenośnika Q_A oraz Q_B, po czym przechodzą na kompleks **cytochromowy** b/f, w którym znajdują się cytochromy b_6 i f oraz centrum żelazowo-siarkowe. Kompleks cytochromowy jest pompą protonową, która pompuje protony (H^+) do światła tylakoidu. Powstają tam jednocześnie warunki do zajścia **fosforylacji fotosyntetycznej** (ADP + $P_i \rightarrow$ ATP). Ten sposób powstawania ATP

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

występuje tylko u fotosyntetyzujących organizmów. Wzbudzony światłem przepływ elektronów prowadzi do wytworzenia w poprzek błony tylakoidu gradientu stężenia protonów. Powstaje duża różnica stężenia jonów H^+ miedzy wnętrzem tylakoidu a otaczającą go stromą chloroplastu (rys. 167). Wewnątrz tylakoidu gromadzą się protony, co powoduje obniżenie pH, natomiast stroma tylakoidu jest bardziej alkaliczna. Tak powstały gradient stężenia protonów (różnica pH) powoduje ich przepływ z wnętrza tylakoidów do stromy chloroplastu przez znajdujący się w błonie tylakoidu kompleks białkowy, w którym znajduje się enzym **syntaza ATP**. Tam właśnie zachodzi synteza ATP z ADP i fosforanu nieorganicznego, czyli proces fosforylacji fotosyntetycznej.



Rys. 167. Mechanizm fosforylacji fotosyntetycznej

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

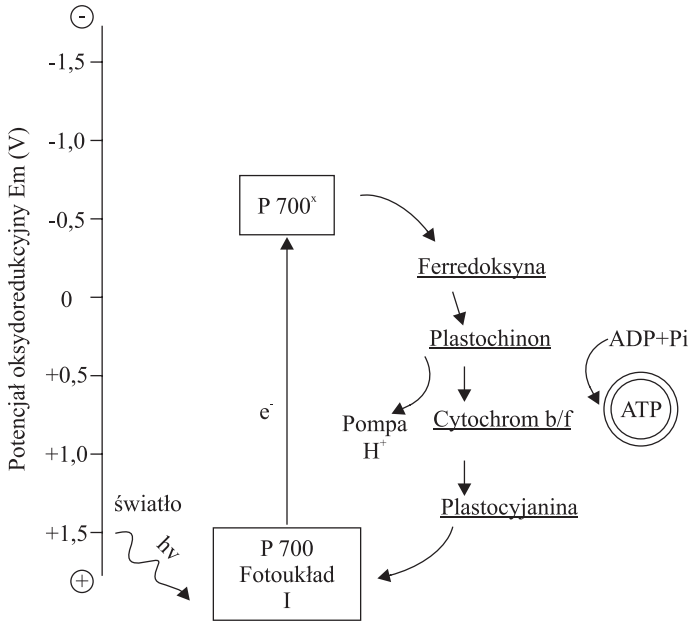
Elektrony wybite z chlorofilu a centrum reakcji fotoukładu II przechodzą następnie z kompleksu cytochromowego b/f na **plastocyjaninę** (rys. 166), białko zawierające miedź, które przejmuje elektrony dzięki zmianom wartościowości miedzi (Cu^{2+}/Cu^{+}). Z plastocyjaniny elektrony przechodzą do chlorofilu a centrum reakcji fotoukładu I (PSI). Jest to możliwe, jeśli uprzednio z tego chlorofilu zostają wybite elektrony na skutek wzbudzenia przez światło. Te wybite z fotoukładu I elektrony przechodzą przez pośredniki (witamina K, białka żelazowo-siarkowe) na **ferredoksynę**, która zlokalizowana jest na zewnętrznej stronie błony tylakoidu. Ferredoksyna redukuje $NADP^{+}$ do NADPH z udziałem enzymu reduktazy ferredoksyna – $NADP^{+}$. Ta reakcja wymaga dwóch elektronów pochodzących ze wzbudzenia chlorofilu a oraz dwóch protonów pochodzących z rozpadu cząsteczki wody.

Transport elektronów prowadzący do powstania zredukowanego nukleotydu (NADPH) jest **transportem niecyklicznym**, ponieważ elektrony wybite z chlorofilu a fotoukładu PSI nie powracają do niego, lecz redukują nukleotyd. W niektórych wypadkach, zwłaszcza gdy zapotrzebowanie rośliny na ATP jest duże, a na NADPH małe, zaczyna funkcjonować inny rodzaj transportu elektronów, tzw. **transport cykliczny**, w którym uczestniczy wyłącznie fotoukład I (PSI). Elektrony wzbudzone przez światło zostają wybite z chlorofilu a centrum reakcji fotochemicznej fotoukładu PSI na łańcuch transportu elektronów i przemieszczają się najpierw na **ferredoksynę**, a dalej na **plastochinon**, kompleks **cytochromowy b_6/f** (gdzie zachodzi proces fosforylacji fotosyntetycznej i tworzy się ATP) i **plastocyjaninę**, skąd elektrony powracają do tego samego centrum reakcji fotochemicznej PSI (rys. 168). W wyniku cyklicznego transportu elektronów powstaje zatem wyłącznie ATP.

Jeśli więc przepływ elektronów w chloroplaście następuje z udziałem obu fotoukładów (PSI i PSII), to ATP powstaje w wyniku tego niecyklicznego przepływu elektronów w procesie **fosforylacji fotosyntetycznej niecyklicznej**. Natomiast gdy przepływ elektronów jest cykliczny, tzn. zachodzi tylko przy udziale fotoukładu PSI, to mamy do czynienia z procesem **fosforylacji fotosyntetycznej cyklicznej**.

W wyniku niecyklicznego transportu elektronów powstają zatem: tlen (O_2), ATP i zredukowana forma nukleotydu (NADPH). W przypadku cyklicznego transportu elektronów jedynym powstałym produktem jest ATP.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 168. Schemat cyklicznego fotosyntetycznego przepływu elektronów. P_{700} – forma chlorofilu (a) w centrum reakcji PSI. X – stan wzbudzony

Podstawowy dla procesu fotosyntezy jest niecykliczny przepływ elektronów, ponieważ powstaje NADPH, który to zredukowany nukleotyd jest niezbędny do redukcji CO_2 w fazie ciemnej fotosyntezy. Powstaje poza tym niezwykle cenny dla atmosfery naszej Ziemi tlen, którego obecność jest konieczna dla funkcjonowania olbrzymiej większości organizmów żywych. Cykliczny przepływ elektronów jest jedynie procesem dodatkowym, służącym roślinie dla uzupełnienia zapasów ATP.

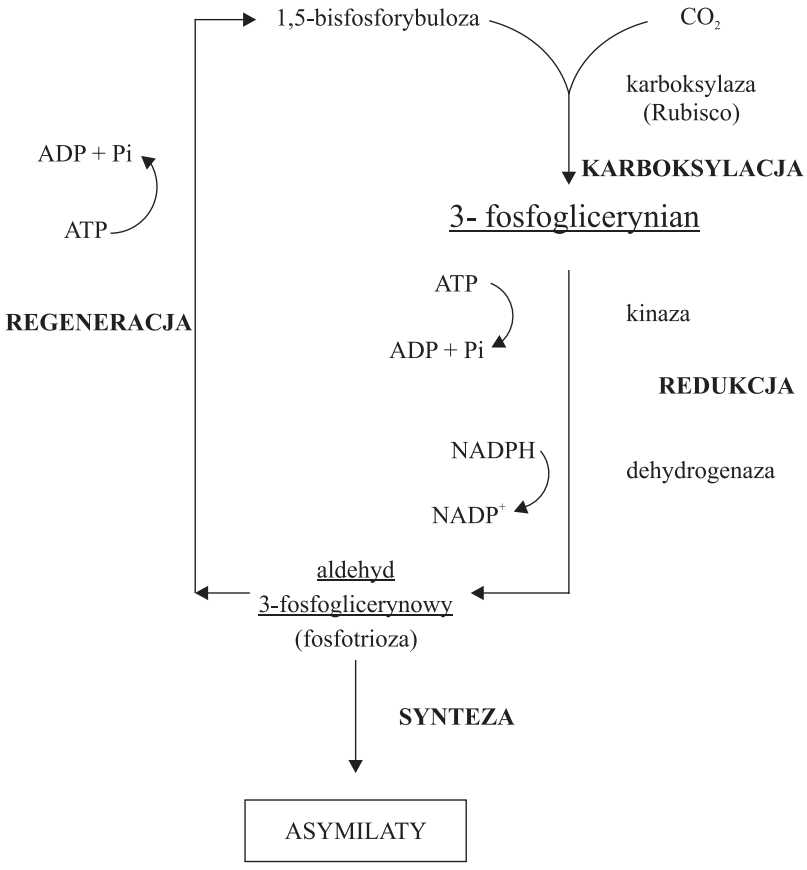
6.3.3. Faza ciemna fotosyntezy

Kolejna biochemiczna faza fotosyntezy jest niezależna od światła, jednak poprzedzające ją reakcje świetlne fotosyntezy dostarczają niezbędnej „siły asymilacyjnej" w postaci NADPH i ATP. Faza ciemna jest fotosyntetycznym cyklem redukcji węgla. Zachodzi ona w stromie chloroplastów i polega na wiązaniu CO_2 przez specyficzny akceptor (rybulozo-1,5-bisfosforan) oraz redukcji powstałego związku przy udziale NADPH i ATP. W wyniku tych reakcji powstają różnego rodzaju cukry oraz odtworzony zostaje akceptor CO_2.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

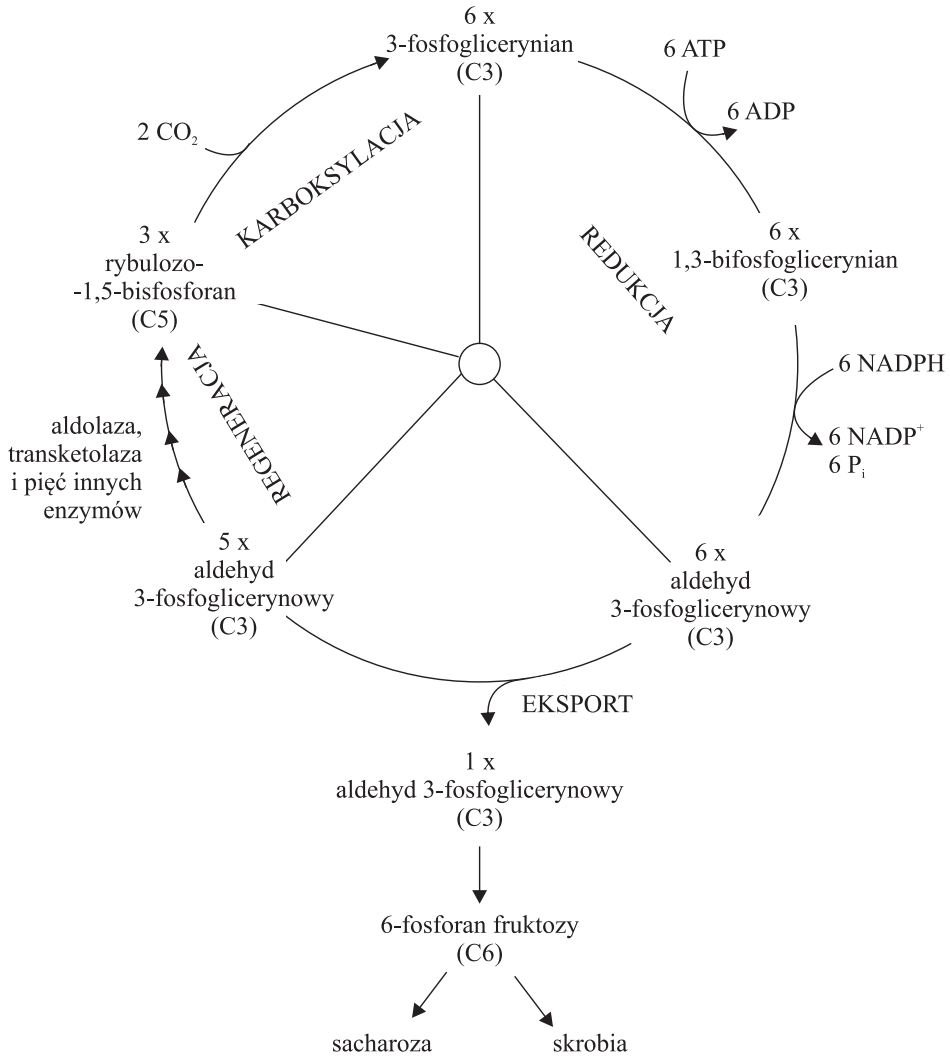
- **Cykl Calvina-Bensona (fotosyntetyczny cykl typu C-3)**

Faza ciemna fotosyntezy ma charakter cykliczny i składa się z trzech kolejnych etapów: wiązania CO_2 (karboksylacja), redukcji powstałego 3-fosfoglicerynianu do aldehydu 3-fosfoglicerynowego (redukcja) oraz syntezy asymilatów i regeneracji akceptora CO_2 (synteza i regeneracja) (rys. 169). Przemiany te noszą nazwę cyklu Calvina-Bensona, zwanego także cyklem fotosyntetycznym typu C-3, ponieważ pierwotnym jego produktem jest związek trójwęglowy (rys. 170).



Rys. 169. Uproszczony przebieg cyklu Calvina-Bensona. Faza ciemna fotosyntezy u roślin typu C-3

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 170. Główne etapy cyklu Calvina-Bensona

Cykl Calvina-Bensona, czyli fotosyntetyczny cykl redukcji węgla, rozpoczyna się od enzymatycznego przyłączenia CO_2 do pięciowęglowego cukru 1,5-bisfosforybulozy (RuBP) przez enzym karboksylazę/oksygenazę RuBP. Enzym ten, zwany Rubisco, występuje w liściach w bardzo wysokim stężeniu, stanowiąc około 40% wszystkich rozpuszczalnych białek. W wyniku przyłączenia CO_2 do RuBP powstaje przejściowy związek sześciowęglowy, który natychmiast rozpada się na 2 cząsteczki trzywęglowego 3-fosfoglicerynianiu (PGA).

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

PGA ulega następnie redukcji do aldehydu 3-fosfoglicerynowego (PGAL), przy udziale dwóch enzymów: kinazy 3-fosfoglicerynianu (rozkład ATP do ADP i Pn) oraz dehydrogenazy aldehydu 3-fosfoglicerynowego (NADPH → $NADP^+ + H^+$). Powstały aldehyd (PGAL) jest już cukrem – fosfotriozą, a więc pierwszym produktem fazy ciemnej fotosyntezy. Jest to najważniejsza reakcja tego procesu. Użyte do redukcji 3-fosfoglicerynianu ATP i NADPH pochodzą z fazy świetlnej fotosyntezy.

W dalszych reakcjach jedna część powstałego aldehydu 3-fosfoglicerynowego służy do syntezy innych cukrów, jak pentozy (ryboza, dezoksyryboza), heksozy (glukoza, fruktoza), sacharoza czy skrobia, natomiast część druga aldehydu jest wykorzystywana do regeneracji akceptora CO_2, a więc 1,5-bisfosforybulozy (RuBP). Z 6 cząsteczek CO_2, po związaniu się z 6 cząsteczkami RuBP, powstaje 12 cząsteczek 3-fosfoglicerynianu (PGA), z których 2 stanowią produkt fotosyntezy netto, przekształcając się w cząsteczkę heksozy, natomiast pozostałe 10 cząsteczek PGA wchodzi w cykl regeneracji akceptora CO_2 (RuBP) i w wyniku szeregu reakcji odtwarza 6 cząsteczek RuBP. Tak więc potrzebnych jest 6 cykli reakcji, aby z powstałych 12 cząsteczek 3-fosfoglicerynianu (PGA) powstała jedna cząsteczka heksozy (glukozy) i odtworzonych zostało 6 cząsteczek akceptora CO_2 (RuBP).

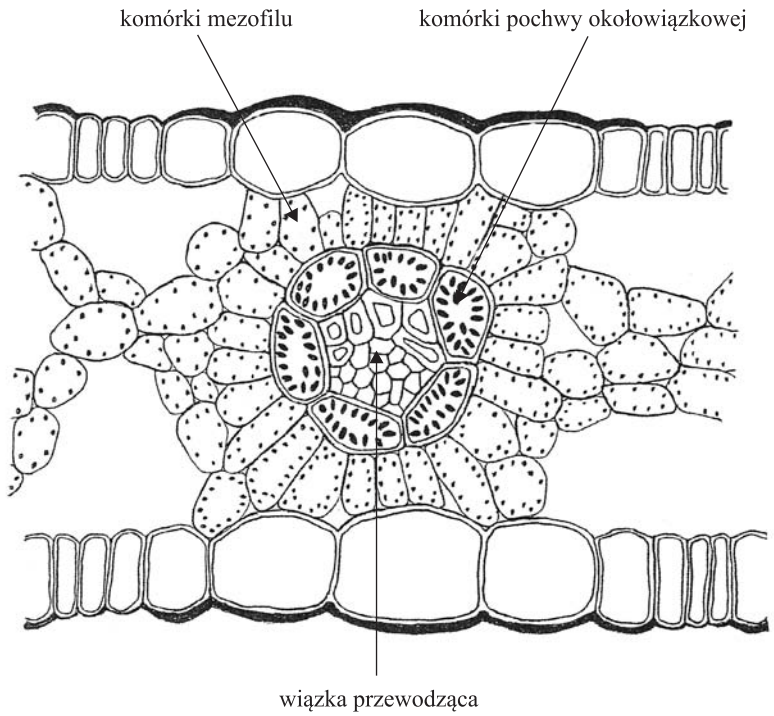
Inne cykle fotosyntetyczne

Rośliny, u których akceptorem CO_2 jest RuBP i pierwszym trwałym produktem karboksylacji jest cząsteczka trójwęglowa (3-fosfoglicerynian), określane są jako **rośliny C-3**. Do grupy tej należy większość roślin osiowych (wyższych), w tym rośliny drzewiaste. Niektóre jednak rośliny, tzw. **rośliny C-4** (np. trawy strefy tropikalnej), wykształciły dodatkowe mechanizmy wiązania CO_2 i pierwszymi produktami asymilacji CO_2 są u nich związki czterowęglowe (szczawiooctan).

Rośliny przeprowadzające fotosyntezę typu C-4 należą do 10 rodzin (m.in. trawy, złożone, turzycowate, kosmowate, wilczomleczowate) i około 300 gatunków. Większość tych roślin pochodzi z klimatu tropikalnego, z obszarów suchych, gorących i dobrze nasłonecznionych. Charakteryzuje je wysoka intensywność fotosyntezy, odporność na suszę oraz szybki wzrost wydłużeniowy. Liście roślin C-4 nie mają wyróżnionego miękiszu palisadowego, a wiązki prze-

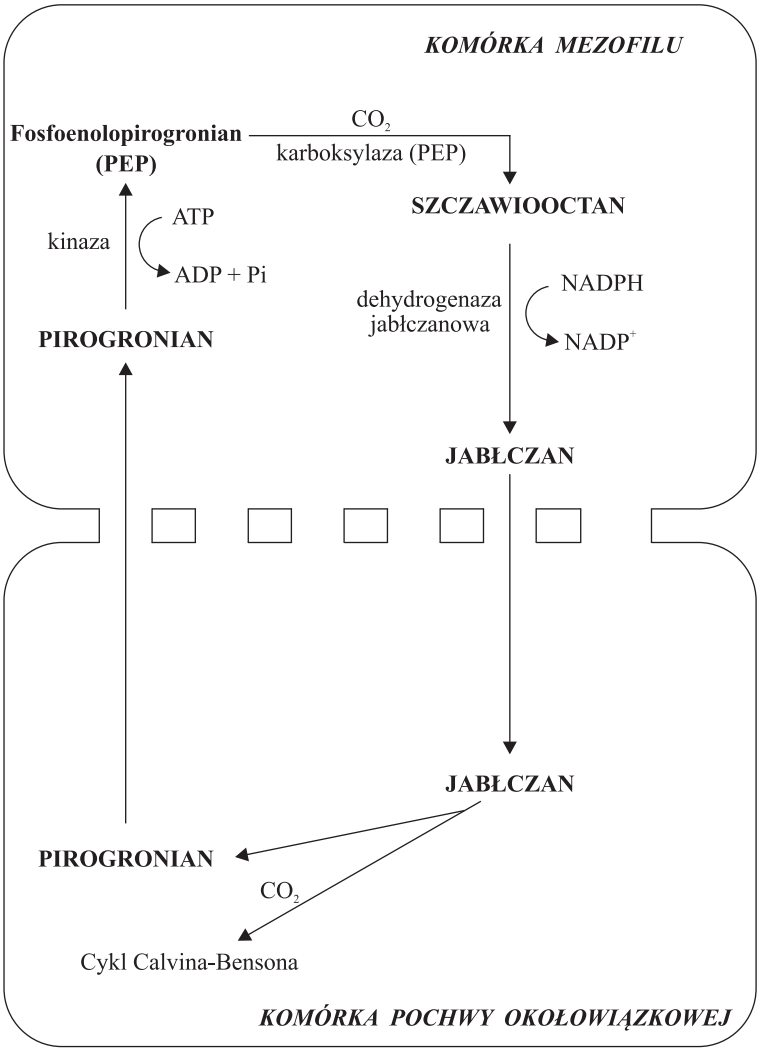
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

wodzące są otoczone komórkami pochwy okołowiązkowej (rys. 171). U roślin C-4 funkcjonuje podwójna karboksylacja. Pierwsza, zwana **szlakiem Hatcha, Slacka i Kortchaka**, charakterystyczna dla tych roślin, zachodzi w komórkach mezofilu liścia (rys. 172). Karboksylacja druga, czyli cykl Calvina-Bensona, zachodzi w komórkach pochwy okołowiązkowej. W chloroplastach komórek mezofilu nie ma enzymów cyklu Calvina-Bensona, natomiast znajduje się tam karboksylaza fosfoenolopirogronianowa przyłączająca CO_2 do akceptora, którym jest fosfoenolopirogronian (pirogronian przy wykorzystaniu ATP z fazy jasnej fotosyntezy zostaje przekształcony w fosfoenolopirogronian). Związek ten po przyłączeniu CO_2 (karboksylacji) zamienia się w czterowęglowy szczawiooctan, który pod wpływem powstałego w fazie jasnej $NADPH^+ + H^+$ zostaje zredukowany do jabłczanu. Jabłczan przemieszcza się plazmodesmami do komórek pochwy okołowiązkowej, posiadających duże chloroplasty, gdzie ulega dekarboksylacji (odłączeniu CO_2) i przechodzi w pirogronian. Uwolniony



Rys. 171. Budowa anatomiczna blaszki liściowej rośliny typu C-4

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 172. Faza ciemna fotosyntezy u roślin typu C-4. Szlak Hatcha, Slacka i Kortchaka

w wyniku oksydacyjnej dekarboksylacji jabłczanu CO_2 przyłącza się do RuBP (druga karboksylacja), co zapoczątkowuje cykl Calvina-Bensona i syntezę asymilatów. Ze względu na fakt, że rośliny C-4 przeprowadzają podwójną karboksylację, a więc CO_2 wiązany jest za pomocą dwóch różnych akceptorów, dochodzi do sytuacji, że stężenie CO_2 w komórkach pochwy okołowiązkowej jest około 50–100 razy większe niż w komórkach mezofilu. Tak znaczne

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

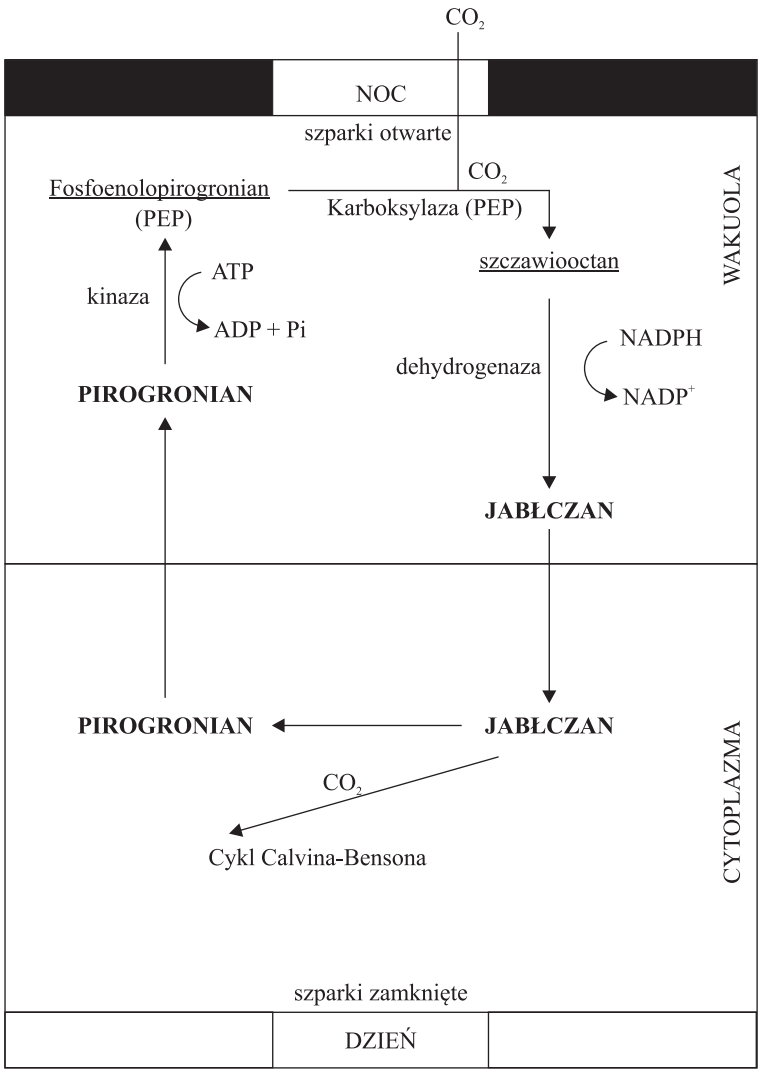
zwiększenie stężenia CO_2 intensyfikuje proces fotosyntezy. U roślin tych nie zachodzi także proces fotooddychania. Wysoka wydajność fotosyntezy i brak procesu fotoodychania prowadzi u roślin C-4 do szybkiego przyrostu biomasy. Jednocześnie mniejsza intensywność transpiracji obniża zużycie wody. Rośliny C-4 są więc bardzo wydajne i zajmują uprzywilejowaną pozycję w porównaniu z roślinami przeprowadzającymi fotosyntezę typu C-3.

Mechanizm przemian biochemicznych fazy ciemnej fotosyntezy zbliżony do typu C-4, funkcjonuje również u roślin gruboszowatych, kaktusowatych i bromeliowatych, określanych jako **rośliny CAM** (ang. ***c**rassulian **a**cid **m**etabolism*) lub rośliny kwasowe. Aparaty szparkowe tych roślin, inaczej niż u reszty roślin, są zamknięte w czasie dnia, a otwierają się w nocy. Rośliny CAM gromadzą CO_2 w komórkach miękiszu asymilacyjnego w nocy (otwarte szparki) i CO_2 wiąże się z fosfoenolopirogronianem, tworząc szczawiooctan. Szczawiooctan ulega następnie redukcji do jabłczanu gromadzonego w wakuolach (rys. 173). Po wschodzie słońca szparki zamykają się, jabłaczan przemieszcza się z wakuoli do cytoplazmy, gdzie ulega dekarboksylacji. Wydzielony CO_2 wiąże się z RuBP w chloroplastach, włączając się do cyklu Calvina-Bensona produkującego asymilaty. Powstały pirogronian, po fosforylacji, przechodzi w pierwotny akceptor CO_2, którym jest fosfoenolopirogronian. Tak więc, podobnie jak u roślin C-4, występują dwie karboksylacje, ale nie są one oddzielone przestrzennie (rośliny C-4), lecz czasowo. Karboksylacja fosfoenolopirogronianu zachodzi w nocy, natomiast karboksylacja RuBP (cykl Calvina-Bensona) w ciagu dnia. Ten interesujący mechanizm fotosyntetyczny wiąże się z wysoce kserofitycznym charakterem roślin CAM, będąc przykładem metabolicznej adaptacji roślin do środowiska ubogiego w wodę, a jednocześnie gorącego i silnie nasłonecznionego.

Fotooddychanie

Enzym Rubisco (karboksylaza/oksydaza rybulozo-1,5-bisfosforanu), oprócz katalizowania przyłączenia CO_2 do RuBP, może katalizować także przyłączanie tlenu. Kierunek działania zależy od względnego stosunku CO_2/O_2 w otoczeniu rośliny i stromie chloroplastu. W momencie, gdy Rubisco staje się oksygenazą (przyłącza O_2) dochodzi do uwalniania CO_2. Oznacza to obniżenie efektywności fotosyntezy nawet o 25%. Fotooddychanie jest więc utlenianiem rybulozo-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



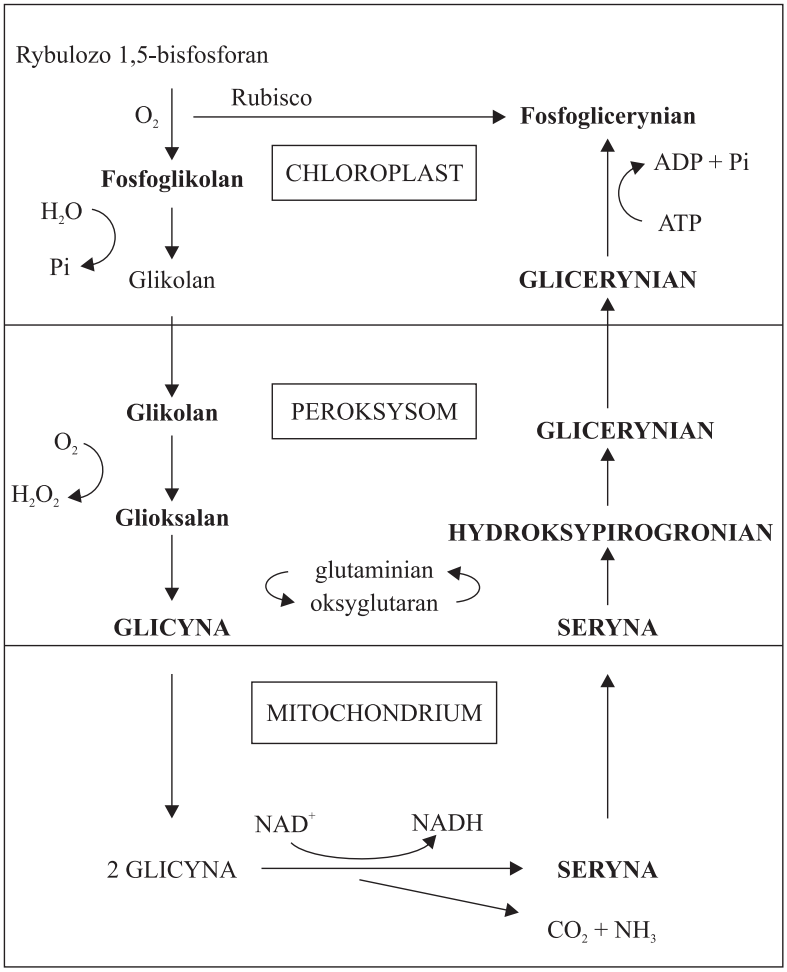
Rys. 173. Faza ciemna fotosyntezy u roślin CAM

1,5-bisfosforanu, który to proces jest stymulowany przez światło. W wyniku utlenienia 1,5-bisfosforanu powstaje fosfoglicerynian i fosfoglikolan, który po defosforylacji w postaci glikolanu przemieszcza się do peroksysomów. Tam jest utleniany do glioksalanu i przekształcany do glicyny, która jest transportowana do mitochondrium. W mitochondrium z dwóch cząsteczek glicyny powstaje seryna, czemu towarzyszy dekarboksylacja (strata CO_2) i dezaminacja

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

(odłączenie NH_3). Seryna przemieszcza się do peroksysomu, gdzie zamienia się w glicerynian, który migrując do chloroplastu, włącza się w przemiany cyklu Calvina-Bensona (rys. 174).

Proces fotooddychania prowadzi zatem do strat zarówno CO_2, jak i energii. Zachodzi u roślin przeprowadzających fotosyntezę typu C-3, a więc także u drzew, natomiast u roślin C-4 i CAM nie występuje bądź jest ograniczony do minimum. Fotooddychanie powoduje obniżenie przyrostu biomasy i produktywności roślin.



Rys. 174. Przebieg fotooddychania

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

6.3.4. Transport produktów fotosyntezy

Produkty fotosyntezy (asymilaty) powstają głównie w liściach. Są one, obok wody i substancji mineralnych, podstawowymi związkami pokarmowymi roślin. Istnieje zatem konieczność sprawnego funkcjonowania transportu związków pokarmowych w całej roślinie, tym bardziej że poszczególne organy magazynujące, wytwarzające i zużywające pokarmy są niejednokrotnie znacznie od siebie oddalone. U drzew odległość między liśćmi wysokich konarów, które eksportują produkty fotosyntezy, a korzeniami, pobierającymi wodę i składniki mineralne, dochodzi niejednokrotnie do kilkudziesięciu metrów. Zatem transport związków pokarmowych odbywa się zarówno bazypetalnie (w dół), jak i akropetalnie (w górę). Ksylem transportuje wodę i składniki mineralne. Przez floem natomiast przemieszcza się główna masa związków organicznych, wśród których dominują produkty fotosyntezy. Transport wody i soli mineralnych odbywa się tylko w jednym kierunku – od korzeni do pędów, natomiast transport floemowy może zachodzić zarówno w dół, jak i w górę. Wyjątek stanowi transport wiosenny u drzew w okresie ruszania soków – gdy nie ma jeszcze liści, cukry przemieszczane są wtedy przez ksylem. Pochodzą one z hydrolizy skrobi, zmagazynowanej w okresie jesiennym w komórkach miękiszowych pnia lub korzeni. W okresie zimowym często dochodzi do zaczopowania drożności floemu przez złoża kalozy.

Generalnie jednak głównym systemem przewodzącym związki organiczne na duże odległości jest floem. Floemem przemieszczają się więc powstające w wyniku funkcjonowania fotosyntezy asymilaty.

Transport produktów fotosyntezy w roślinie odbywa się w trzech etapach, sa to:

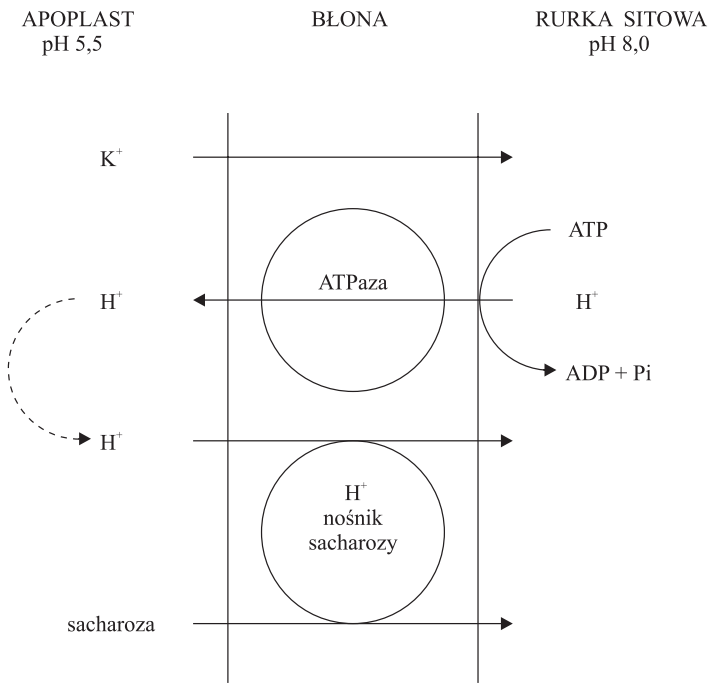
1) eksport asymilatów z chloroplastów do cytozolu, a następnie z komórek miękiszowych liści do tkanek przewodzących – jest to załadunek floemu,
2) transport floemowy na duże odległości,
3) eksport transportowanych asymilatów z floemu do komórek organów docelowych, czyli rozładunek floemu. Produkty fotosyntezy odtransportowywane są zatem z liści (donory) do innych organów rośliny, jak wierzchołki wzrostu, kwiaty, owoce, korzenie (akceptory). Akceptory zużywają bądź magazynują asymilaty.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

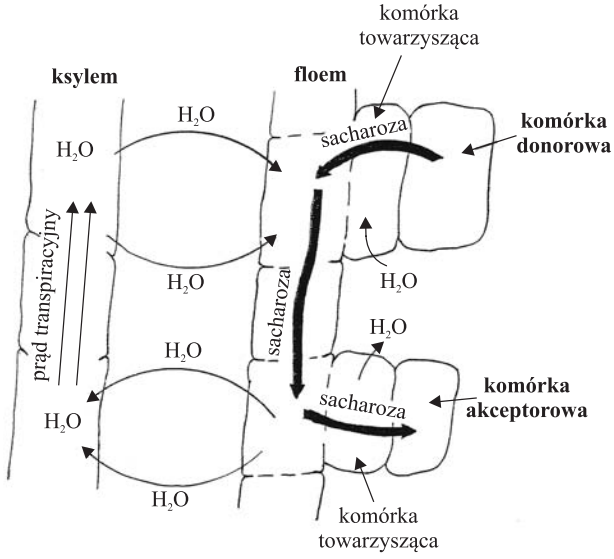
Pierwszym produktem fotosyntezy jest 3-fosfoglicerynian, z którego w wyniku redukcji i następnych przemian (cykl Calvina-Bensona) wytwarzane są monosacharydy (glukoza, fruktoza) oraz kolejno oligo- (sacharoza) i polisacharydy (skrobia, celuloza). Głównym jednak cukrowcem transportowanym do akceptorów jest sacharoza. **Sacharoza** jest więc podstawową formą transportową produktów fotosyntezy. Natomiast głównym cukrowcem zapasowym jest **skrobia**, która powstaje z sacharozy i jest odkładana w amyloplastach w formie ziaren skrobiowych. Ewentualny enzymatyczny rozkład skrobi prowadzi do pojawienia się sacharozy i cukrów prostych. Skrobia, oprócz chloroplastów i amyloplastów, występuje w specjalnych organach spichrzowych, jak ziarniaki zbóż, nasiona czy bulwy ziemniaka. Cukrowce są pierwotnymi produktami fotosyntezy, jednak 3-fosfoglicerynian włącza się także w inne przemiany metaboliczne, czego rezultatem jest powstanie aminokwasów, białek, tłuszczów, barwników i innych substancji organicznych. Związki te są więc także, pośrednio, wtórnymi produktami fotosyntezy.

Cukry, w postaci sacharozy, przemieszczają się floemem z prędkością około 0,05–0,25 m h^{-1}. Siłą napędową tego transportu jest gradient osmotyczny między donorową i akceptorową częścią floemu. Kluczowymi procesami są załadunek i rozładunek floemu, które wytwarzają gradient osmotyczny. Transport sacharozy jest transportem głównie aktywnym, tzn. zachodzi z wykorzystaniem energii metabolicznej (ATP). Sacharoza powstająca w komórkach fotosyntetyzujących liścia przemieszcza się w bezpośrednie sąsiedztwo floemu (systemu rurek sitowych) do komórek towarzyszących przez plazmodesmy (symplast) oraz na drodze apoplastycznej (system ścian komórkowych). Ta część drogi to transport bierny zachodzący na zasadzie gradientu stężenia. Załadunek sacharozy do komórek floemu odbywa się na zasadzie transportu aktywnego z udziałem nośnika białkowego i pompy protonowej zlokalizowanej w błonie komórki sitowej (rys. 175). Odbywa się to z nakładem znacznej ilości energii wytwarzanej przez ATPazę pompy. Pompa protonowa wytwarza gradient protonów, który stanowi siłę motoryczną, powodującą powrót protonów wraz z transportowaną sacharozą do wnętrza rurki sitowej (aktywny kotransport). Skutkiem wzrostu stężenia sacharozy w początkowym odcinku floemu jest napływ wody do rurki, powodowany różnicą potencjału wody między wnętrzem rurki i apoplastem oraz wzrostem ciśnienia turgorowego. Powoduje to przemieszczanie się roztworu z sacharozą (przepływ masowy) w rurce sitowej

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 175. Mechanizm załadunku floemu produktem fotosyntezy (sacharozą)



Rys. 176. Transport sacharozy w floemie

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

w kierunku akceptora. Po dotarciu do organu docelowego (akceptora) następuje rozładunek floemu, który przebiega zgodnie z gradientem stężenia sacharozy w drodze aktywowanej bądź ułatwionej dyfuzji. Sacharoza jest więc z rurki sitowej usuwana, co obniża ciśnienie turgorowe i powoduje odpływ wody z floemu (rys. 176). Sacharoza w organie docelowym (akceptorze) może ulec przekształceniu do glukozy i fruktozy przy udziale enzymu kwaśnej inwertazy. Powstałe cukry proste mogą włączać się do różnych procesów metabolicznych.

6.3.5. Fotosynteza u drzew leśnych

Przedstawiony powyżej mechanizm procesu fotosyntezy jest wspólny dla wszystkich roślin osiowych, także drzew leśnych i glonów. Rośliny drzewiaste odgrywają jednak szczególną rolę w ogólnym bilansie fotosyntezy. Produkcja fotosyntetyczna wszystkich roślin lądowych oceniana jest na około 17×10^9 ton związków organicznych rocznie, z czego 2/3 produkują drzewa. Drzewa zużywają jednocześnie od 25 do 45% produktów fotosyntezy na tworzenie drewna użytkowego.

Czynniki fotosyntezy

Intensywność fotosyntezy drzew jest uzależniona od natężenia oświetlenia, temperatury, stężenia dwutlenku węgla w atmosferze, sprawności aparatu fotosyntetycznego, zaopatrzenia roślin w wodę i składniki mineralne oraz szybkości odprowadzania produktów fotosyntezy z liści i ich dystrybucji w roślinie. Każdy z tych czynników może hamować fotosyntezę, jeśli znajdzie się w zakresie wartości minimalnych. Każda roślina ma zatem w odniesieniu do tych czynników pewne **wartości kardynalne**: minimum, optimum i maksimum, w których fotosynteza się rozpoczyna, jest najbardziej intensywna i powyżej których jest hamowana. Należy pamiętać jednak, że wraz z procesem fotosyntezy zachodzi także proces oddychania, w wyniku którego część wytworzonych związków organicznych ulega rozkładowi na CO_2 i H_2O. Dlatego też trzeba wyróżnić pojęcie **fotosyntezy względnej** (fotosynteza netto), czyli różnicę pomiędzy **fotosyntezą bezwzględną** (rzeczywistą) a oddychaniem. Dla obliczenia fotosyntezy bezwzględnej należy wprowadzić poprawkę na oddychanie, a także uwzględnić proces fotooddychania.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

W roślinie funkcjonują zatem dwa przeciwstawne procesy: synteza i rozkład asymilatów. W ciemności i przy niskim natężeniu światła przeważa rozkład (oddychanie), natomiast w miarę wzrostu natężenia światła zwiększa się intensywność fotosyntezy. W pewnym momencie dochodzi do zrównoważenia intensywności oddychania i fotosyntezy, czego symptomem jest brak zarówno wydzielania, jak i wiązania CO_2, jest to tzw. **punkt kompensacyjny fotosyntezy**. Dalsze zwiększenie natężenia oświetlenia powoduje początkowo proporcjonalne zwiększenie intensywności wiązania CO_2 (fotosyntezy), po czym następuje **wysycenie** (punkt wysycenia) światłem i intensywność fotosyntezy nie ulega już zwiększeniu. Wielkości zarówno punktu kompensacyjnego, jak i punktu wysycenia zależą od gatunku rośliny oraz od innych warunków środowiskowych (temperatura, dostępność wody i składników mineralnych, stężenie CO_2).

W warunkach dużego natężenia światła rosną **rośliny światłolubne** o wysokim punkcie wysycenia, w warunkach niskiej intensywności światła przeważają rośliny **cieniolubne** o niskim punkcie wysycenia i niskiej intensywności oddychania. Świetlny punkt kompensacyjny dla roślin światłolubnych mieści się w granicach 10–20 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, a dla cieniolubnych 1–5 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$. Punkty wysycenia wynoszą: dla roślin światłolubnych 500 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ i dla roślin cieniolubnych 50 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$.

Do typowych gatunków cieniolubnych (skiofitów) należą rośliny podszycia i runa leśnego (*Oxalis acetosella*, *Convallaria maialis*, *Anemone nemorosa*, *Buxus sempervirens*). Typowo światłolubne są rośliny zespołów stepowych i większość roślin uprawnych. Drzewa natomiast różnią się między sobą stopniem światłolubności. Wymagania świetlne poszczególnych gatunków drzew leśnych określić można wskaźnikiem intensywności światła, warunkującego ich prawidłowy rozwój. Wskaźnik ten, wyrażony w ułamkach pełnego światła słonecznego, wynosi: dla modrzewia – 1/5, dla brzozy od1/7 do 1/9, dla sosny od 1/9 do 1/11, dla dębu – 1/26, dla świerka od 1/28 do 1/33, dla klonu – 1/55, dla buka od 1/60 do 1/80.

Najbardziej światłolubne wśród naszych drzew iglastych są zatem modrzew i sosna, z gatunków liściastych zaś – brzoza. Najbardziej cieniolubne są buk oraz jodła pospolita i cis.

U drzew występują także różnice w aktywności fotosyntetycznej w różnych rejonach korony. Wzajemne zacienianie liści prowadzi do silnego zróżnicowania warunków świetlnych w koronie drzew. Liście rozmieszczone

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

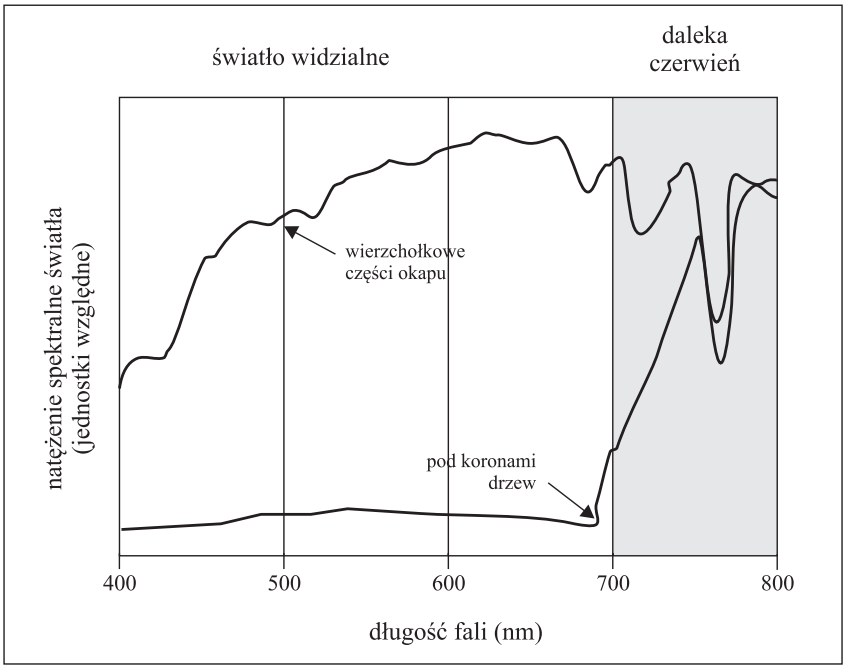
w strefie peryferyjnej pozostają przez cały dzień pod wpływem rozproszonego promieniowania słonecznego, a ponadto w zależności od wystawy i warunków pogody otrzymują porcje bezpośredniego światła słonecznego. Wewnątrz korony liście tym silniej ocieniają się wzajemnie, im głębiej zlokalizowane są w koronie. Mimo mozaikowatego i zmieniającego się w ciągu dnia oświetlenia poszczególnych liści, suma dobowa docierającej do liści energii świetlnej maleje ku środkowi korony. Ocienienie liści w koronie drzew prowadzi do zmian anatomicznych i morfologicznych, wyrażających się budową i grubością liści.

Drzewa leśne rosną zazwyczaj w warunkach zwartego drzewostanu, zatem następuje wzajemne ocienianie się przez drzewa sąsiadujące. U drzew takich jedynie w szczytowych partiach koron powstają liście dostosowane do silnego nasłonecznienia (liście typu słonecznego), natomiast redukcja ich grubości (liście typu cienistego) przebiega zgodnie z osłabieniem warunków świetlnych, prostopadle do powierzchni baldachimu utworzonego przez korony drzew. Czynnikiem decydującym o intensywności fotosyntezy w koronie drzew jest jednak lokalne oświetlenie, grubość liścia zaś ma jedynie znaczenie drugorzędne. Liście typu cienistego mogą wykorzystywać słabe światło bardzo intensywnie. Liście i igły typu cienistego buka, sosny i świerku produkują kilka razy więcej asymilatów w warunkach słabego oświetlenia niż liście typu słonecznego. Warunki świetlne modyfikują nie tylko grubość blaszki liściowej (w cieniu następuje redukcja miękiszu palisadowego), lecz również liczbę komórek górnej i dolnej skórki, stężenie chlorofilu, liczbę szparek oraz długość tkanek przewodzących w liściu.

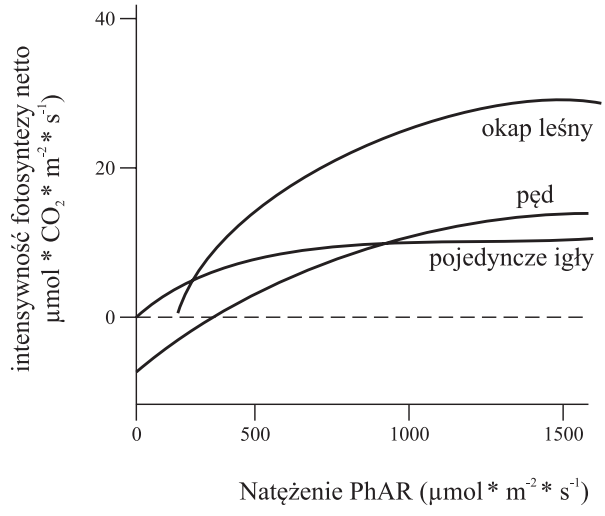
Wielki wpływ na intensywność fotosyntezy drzew ma też skład spektralny światła. Skład spektralny światła docierający do dolnego piętra lasu jest inny niż skład światła padającego bezpośrednio na korony drzew. Szczególnie zaznacza się to w drzewostanie liściastym. Światło docierające do niskich pięter lasu jest ubogie w czerwień i fale niebieskie, bogate zaś w zakresie promieniowania dalekiej czerwieni (rys. 177). Występuje tzw. efekt baldachowania, wpływający hamująco na fotosyntezę, a stymulująco na wzrost wydłużeniowy (rys. 178). Efekty te stają się jednak znaczące dopiero przy dużym obniżeniu intensywności promieniowania.

Wielki wpływ na fotosyntezę (fazę ciemną) wywiera temperatura. Reakcje enzymatyczne podlegają bowiem prawu vant'Hoffa, które zakłada, że wzrost temperatury o 10^{o}C powoduje 2–3-krotne zwiększenie szybkości reakcji.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 177. Rozkład spektralny światła słonecznego docierającego do wierzchołków drzew oraz przefiltrowanego przez liście okapu (wg: Taiz i Zeiger, 1998, zmodyfikowane)



Rys. 178. Intensywność fotosyntezy w koronach drzewostanu świerkowego (*Picea sitchensis*) (wg: Taiz i Zeiger, 1998, zmodyfikowane)

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Minimalna temperatura dla fotosyntezy poszczególnych gatunków roślin bardzo się różni. Dla roślin tropikalnych, subtropikalnych i ciepłolubnych strefy umiarkowanej wynosi około +5°C, natomiast rośliny strefy polarnej, rośliny wysokogórskie, zboża ozime i drzewa iglaste przeprowadzają fotosyntezę także w temperaturach poniżej 0°C. Minimalna temperatura fotosyntezy dla sosny zwyczajnej to około –7°C (drzewa starsze) i około –14°C (drzewa młode).

Optymalne temperatury fotosyntezy dla większości roślin klimatu umiarkowanego znajdują się między 20 i 30°C. U sosny największa intensywność fotosyntezy przypada na temperatury 20–22°C, przy czym optimum temperatury jest niższe u igieł typu cienistego niż u igieł typu słonecznego.

Maksymalne temperatury fotosyntezy wynoszą od 35 do 40°C. Powyżej 35°C zaczyna u sosny przeważać oddychanie nad fotosyntezą. Zmniejsza się wydajność fotosyntetyczna i to w stopniu tym większym, im wyższa jest temperatura. Dochodzi wtedy do inaktywacji systemów enzymatycznych biorących udział w cyklu Calvina-Bensona oraz nadmiernego nagromadzenia asymilatów w igłach.

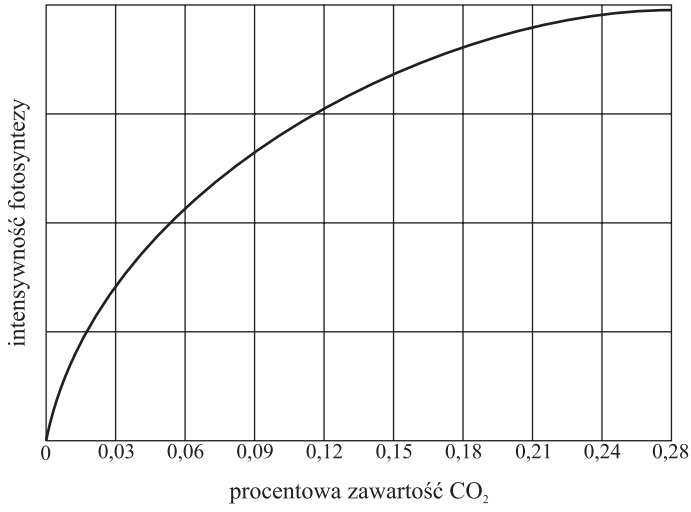
Duży wpływ na intensywność fotosyntezy mają jesienne przymrozki i zimowe mrozy. Jednoroczne siewki sosny wykazują większą tolerancję niż drzewa 20-letnie. Jest to prawdopodobnie wynikiem większej odporności na niskie temperatury juwenilnych igieł oraz ochraniającego działania pokrywy śnieżnej.

Intensywność fotosyntezy drzew liściastych i iglastych wykazuje także zależność od stężenia CO_2, które w atmosferze jest mniej więcej stałe i wynosi 0,03%. Nie jest to ilość optymalna. Sztuczne zwiększanie stężenia CO_2 do około 0,3% powoduje wzrost natężenia fotosyntezy (rys. 179). Jednak stężenie CO_2 powyżej 1% jest dla roślin, w tym drzew, szkodliwe. Podwyższona zawartość CO_2 w atmosferze w dłuższym okresie wpływa także na fotosyntezę hamująco.

Oprócz oświetlenia, temperatury i zawartości dwutlenku węgla intensywność fotosyntezy drzew zależy również od zaopatrzenia roślin w wodę oraz związki mineralne, a także od czynników wewnętrznych (zawartość barwników fotosyntetycznych, wielkość powierzchni asymilacyjnej, wiek rośliny i organów asymilacyjnych). Intensywność fotosyntezy zależy więc od kompleksowego działania czynników zewnętrznych i wewnętrznych. Brak któregokolwiek czynnika lub minimalna jego wartość wyłączają lub ograniczają

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

wpływ czynnika znajdującego się w ilościach dostatecznych. Jest to tzw. **prawo czynników ograniczających**, które głosi, że każdy czynnik znajdujący się w minimum ogranicza wpływ czynników pozostałych. Prawo to dotyczy nie tylko fotosyntezy, ale wszystkich procesów fizjologicznych zachodzących w układach biologicznych.

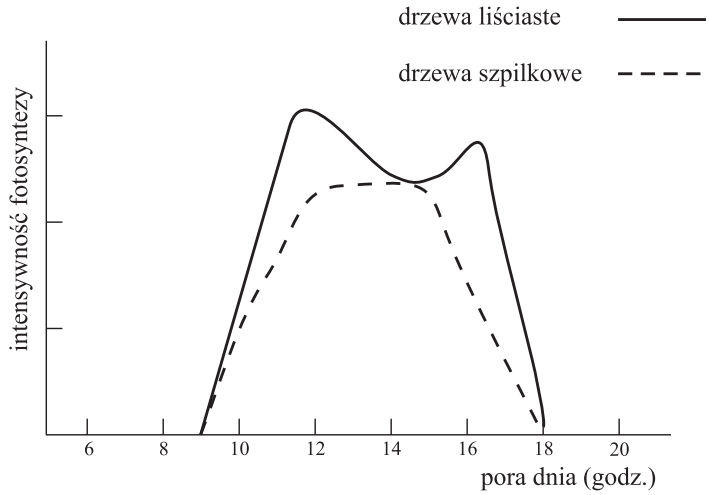


Rys. 179. Intensywność fotosyntezy drzew przy różnej zawartości CO_2 w atmosferze

Intensywność fotosyntezy u drzew

Czynniki zewnętrzne działające na fotosyntezę zmieniają swoją wartość w ciągu dnia. Wcześnie rano w pogodny dzień intensywność fotosyntezy jest mała, ze względu na niską temperaturę i niską intensywność światła. Następujące podwyższenie temperatury i natężenia oświetlenia powodują wzrost intensywności fotosyntezy, która szybko osiąga wartość maksymalną w godzinach przedpołudniowych. W porze południowej u większości drzew liściastych pojawia się wyraźny spadek intensywności fotosyntezy oraz ponowny wzrost po południu. Wzrostu tego nie obserwuje się u drzew iglastych. Pod koniec dnia wraz ze spadkiem natężenia światła i obniżaniem się temperatury, fotosynteza maleje i w nocy ustaje (rys. 180). Przyczyną obniżania się intensywności fotosyntezy

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



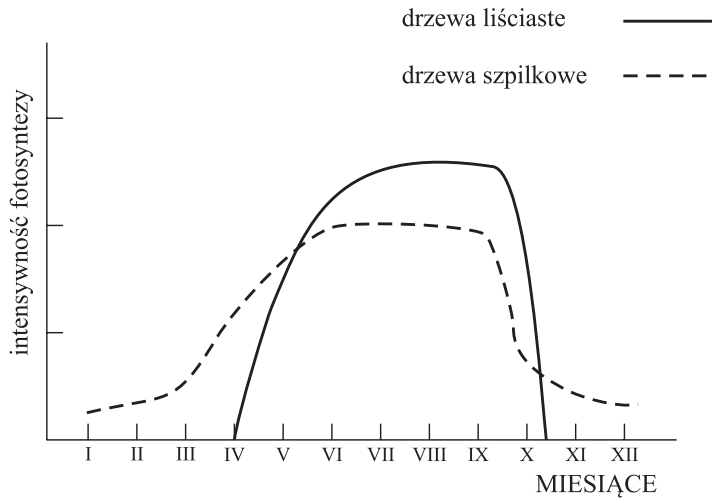
Rys. 180. Dobowy przebieg fotosyntezy drzew liściastych i drzew szpilkowych

w godzinach południowych jest silna transpiracja powodująca zamknięcie szparek, nadmierne nagromadzenie asymilatów w liściach oraz obniżenie się zawartości CO_2 w powietrzu.

Sezonowe zmiany pogody powodują także istotne zmiany w intensywności fotosyntezy zarówno u drzew liściastych, jak i iglastych (rys. 181). U drzew liściastych, zrzucających liście na zimę, aktywność fotosyntetyczna wzrasta stopniowo na wiosnę aż do osiągnięcia maksimum późnym latem, od września zaś maleje. Drzewa iglaste, niezrzucające liści na zimę, wykazują nieznaczną intensywność fotosyntezy także w zimie. Produkowane asymilaty zużywane są głównie na potrzeby korzeni, które np. u sosny zwyczajnej zazwyczaj nigdy nie wchodzą w stan spoczynku. W związku z tym drzewa iglaste, mimo czasami niższej wydajności fotosyntezy, w bilansie rocznym uzyskują wyniki zbliżone do drzew liściastych.

W literaturze istnieją różne dane odnośnie do zdolności asymilacyjnych różnych grup roślin. Przez długi czas przyjmowano pogląd, że drzewa iglaste charakteryzują się mniejszą intensywnością fotosyntezy niż drzewa liściaste, a te z kolei ustępują roślinom zielnym (tab. 18). Drzewa szeregowano kiedyś w następującej kolejności w miarę zmniejszania się intensywności fotosyntezy: brzoza brodawkowata > buk zwyczajny > dąb szypułkowy > modrzew europejski > daglezja zielona > sosna zwyczajna > świerk pospo-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 181. Sezonowe zmiany intensywności fotosyntezy drzew liściastych i drzew szpilkowych

Tab. 18. Intensywność fotosyntezy netto (P_N) roślin zielnych i drzewiastych

Rośliny	P_N	
	mg CO_2 * dcm^2*godz	µg CO_2 * g^{-1}*s^{-1}
Rośliny zielne	10,0–28,0	0,56–1,90
Drzewa liściaste	5,0–12,0	0,92–1,26
Drzewa iglaste	4,0–6,0	0,75–0,88

lity > limba. Większości badań w tym okresie nie wykonano jednak w optymalnych warunkach, zwłaszcza oświetlenia. Nowsze badania wskazują, że w sprzyjających warunkach środowiskowych drzewa nie ustępują roślinom zielnym pod względem intensywności tego procesu. Brak również wyraźnych różnic w natężeniu fotosyntezy netto między drzewami liściastymi i iglastymi. Jedną z przyczyn podawanych wcześniej stosunkowo niskich wartości fotosyntezy roślin iglastych było prawdopodobnie wzajemne ocienianie się igieł. Przy dużym natężeniu i rozproszonym oświetleniu, elimi-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

nującym wzajemne ocienianie się igieł, intensywność fotosyntezy u drzew szpilkowych jest znacznie wyższa i to zarówno u pojedynczych juwenilnych igieł, jak i starszych igieł krótkopędowych. Wydajność fotosyntetyczna liści różnych typów roślin jest więc podobna, natomiast o ogólnej produktywności fotosyntezy decyduje masa liści czy igliwia i czas ich funkcjonowania. Drzewa są tu bezkonkurencyjne i one decydują o wielkości produkcji fotosyntetycznej na Ziemi.

6.3.6. Znaczenie fotosyntezy

Fotosynteza jest podstawowym procesem biologicznym, który warunkuje funkcjonowanie życia na Ziemi. Wynika to z trzech faktów:

1. Proces fotosyntezy dostarcza olbrzymiej ilości związków organicznych, stanowiących wyłączne źródło materii i energii dla wszystkich organizmów żyjących na Ziemi. Ogólna ilość materii organicznej fotosyntetyzowanej przez roślinność wodną i lądową naszej planety sięga od 50 do 100 mld ton w ciągu roku.
2. Cała zawartość tlenu w atmosferze ziemskiej (21%) pochodzi z aktywności fotosyntetycznej roślin. Utrzymanie takiego poziomu tlenu jest niezbędne dla funkcjonowania życia oraz wytwarzania w górnych warstwach atmosfery warstwy ozonowej (O_3), wychwytującej zabójcze dla życia organicznego promieniowanie ultrafioletowe.
3. Proces fotosyntezy wykorzystuje nagromadzający się w atmosferze dwutlenek węgla, który w wysokich stężeniach jest toksyczny dla organizmów. Podwyższona zawartość CO_2 w powietrzu powoduje także powstanie tzw. efektu cieplarnianego.

Ponieważ w ogólnym bilansie fotosyntezy lądowej drzewa wnoszą wkład największy, dlatego też ich znaczenie w funkcjonowaniu ekosystemów jest zasadnicze.

6.3.7. Obieg węgla w przyrodzie

Węgiel występuje w postaci CO_2 w atmosferze Ziemi (około 2,1 tys. bilionów kg), w postaci kwasu węglowego w wodach oceanicznych i lądowych (około

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

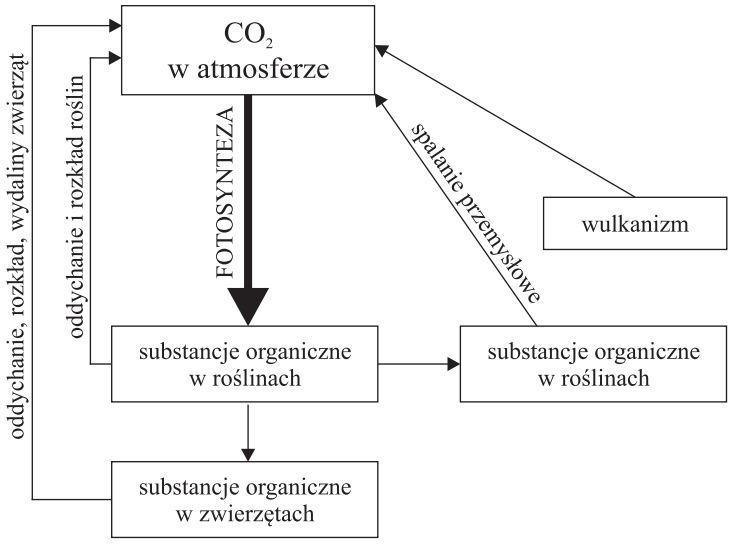
16 tys. bilionów kg), w postaci złóż węgla kamiennego, brunatnego, torfu, ropy naftowej, gazu ziemnego (około 8,5 tys. bilionów kg), w połączeniach mineralnych gleby i litosfery (głównie węglan wapnia) oraz jako węgiel organiczny żywych organizmów.

Dla wegetacji roślin lądowych ważny jest węgiel znajdujący się w postaci CO_2 w atmosferze. Rośliny przyswajają rocznie około 60 bilionów kg CO_2, z czego 40 bilionów przypada na lasy. Gdyby więc nie istniały procesy powrotu CO_2 do obiegu, nastąpiłoby już w ciągu 35 lat całkowite wyczerpanie jego zapasu atmosferycznego. Procesy takie jednak istnieją i od drugiej połowy XVIII wieku nie zaobserwowano żadnych istotnych zmian w zawartości CO_2 w atmosferze. Ilość dwutlenku węgla jest w atmosferze względnie stała i wynosi około 0,03%.

Węgiel wraca do atmosfery na skutek różnych procesów: oddychania roślin, zwierząt i ludzi (około 5 bilionów kg), spalania technicznego związków węgla oraz wydzielania CO_2 przez naturalne źródła i wybuchy wulkanów. W sumie jednak wyżej wymienione procesy dają zaledwie około $\frac{1}{5}$ część CO_2 związanego w procesie fotosyntezy. Cała reszta ($\frac{4}{5}$) wyzwalana jest w procesach rozkładu materii organicznej w glebie oraz innych środowiskach biocenotycznych przez działalność mikroorganizmów. CO_2 zostaje wyzwolony w glebie przez drobnoustroje w drodze oddychania bądź fermentacji. Intensywność oddychania drobnoustrojów, mierzona ilością CO_2 wydzielonego w jednostce czasu przez jednostkę masy organizmu, jest w przypadku drobnoustrojów znacznie większa aniżeli u innych organizmów. I tak np. jęczmień oddycha z intensywnością 70 mg CO_2/1 g masy/24 h, natomiast Azotobakter – 1270 mg, a *Bacillus mesentericus* aż 13 tys. mg. Nasilenie oddychania gleby zależy zatem od ilości substancji organicznej oraz ilości i jakości drobnoustrojów.

W sumie zatem straty dwutlenku węgla powstałe w wyniku funkcjonowania fotosyntezy są kompensowane przez procesy powrotu CO_2 do obiegu planetarnego (rys. 182). Istnieje więc w atmosferze homeostaza CO_2 na poziomie zbliżonym do 0,03%. Jej zaburzenie niosłoby tragiczne skutki dla funkcjonowania życia na naszej planecie. Obniżenie zawartości CO_2 hamowałoby fotosyntezę, zwiększenie zaś jego zawartości prowadziłoby do podwyższenia temperatury i gwałtownych zmian klimatycznych.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 182. Procesy wpływające na zawartość dwutlenku węgla w atmosferze

6.4. Oddychanie

6.4.1. Ogólna charakterystyka oddychania roślin

Oddychanie to proces fizjologiczny, który przebiega we wszystkich żywych organizmach i w każdej żywej komórce. Jest najbardziej bezpośrednim wskaźnikiem istnienia procesów życiowych, a jego wyłączenie jest symptomem obumierania. Istota oddychania polega na biologicznym utlenianiu związków organicznych, dzięki czemu komórka i organizm uzyskują energię niezbędną do życia. Energia ta magazynowana jest w postaci wysokoenergetycznych związków fosforanowych typu adenozynotrifosforanu (ATP). Oddychanie jest wieloetapowym procesem biochemicznym, który przebiega podobnie u wszystkich organizmów. Istnieją pewne różnice w przebiegu tych procesów u zwierząt, grzybów i roślin. Różnice te nie są jednak natury zasadniczej i dotyczą raczej mechanizmów dyfuzji pobieranego tlenu i wydzielanego dwutlenku węgla.

Przebieg oddychania zależy głównie od dostępności tlenu, w zawiązku z czym wyróżnia się oddychanie tlenowe (właściwe) oraz oddychanie beztlenowe (fermentacje).

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Oddychanie tlenowe polega na całkowitym rozkładzie związków organicznych kosztem tlenu atmosferycznego na CO_2 i H_2O, przy czym wyzwala się duża ilość energii (ATP):

$$C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 \rightarrow 6\ CO_2 + 6\ H_2O + 36\ ATP.$$

Oddychanie beztlenowe prowadzi do częściowego rozkładu związku organicznego, a wydajność energetyczna fermentacji jest mała:

$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2\ C_2H_5OH + 2\ CO_2 + 2\ ATP.$$

Rośliny, w tym drzewa, przeprowadzają proces oddychania tlenowego, znalazłszy się jednak w warunkach beztlenowych, są w stanie przez ograniczony czas prowadzić proces fermentacji (np. korzenie drzew okresowo pozbawionych dostępu tlenu wskutek podtopienia ich wodą).

Oddychanie dla rośliny jest więc uzyskiwaniem energii fizjologicznie użytecznej zawartej w związkach zapasowych (skrobi), niezbędnej do prowadzenia procesów życiowych oraz wytwarzania licznych metabolitów wtórnych. Proces ten związany jest z pobieraniem tlenu, wydzielaniem CO_2 i ubytkiem suchej masy. Energia uwolniona w procesie oddychania (ATP) jest następnie wykorzystywana przez roślinę w licznych procesach życiowych, jak pobieranie i transport wody i soli mineralnych, transport związków organicznych, biosynteza złożonych związków organicznych, procesy wzrostowo-rozwojowe i innych.

Pewien minimalny poziom natężenia oddychania jest niezbędny dla utrzymania organizmu przy życiu, a w okresach intensywnych procesów wzrostowo-rozwojowych natężenie oddychania organizmu rośnie. W warunkach sprzyjających oddychaniu następuje jednak także zużycie związków organicznych, które mogłyby służyć do budowy nowych tkanek bądź gromadzić się w organach zapasowych. Istnieje wręcz przekonanie, że produktywność drzew liściastych można by wydatnie zwiększyć przez ograniczenie oddychania. Byłoby to bardziej skuteczne niż podnoszenie wydajności fotosyntetycznej.

Substratami procesów oddechowych u roślin są różne związki organiczne wytworzone w procesie fotosyntezy, takie jak: cukrowce, lipidy, białka i kwasy organiczne. Aby mogły one włączyć się w procesy oddechowe, muszą ulec hydrolizie do związków prostszych, małocząsteczkowych, rozpuszczalnych

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

w wodzie. I tak, skrobia w wyniku hydrolizy enzymatycznej rozpada się na cząsteczki glukozy. Tłuszcze właściwe są hydrolizowane przez lipazy do glicerolu i kwasów tłuszczowych, które ulegają β-oksydacji, czyli rozpadowi na dwuwęglowe fragmenty octanowe. Białka są hydrolizowane przez enzymy proteolityczne na aminokwasy, które po deaminacji stają się gotowe do udziału w procesach oddechowych. Substrat podstawowy to glukoza względnie fruktoza. Tłuszcze i białka stanowią substraty oddechowe głównie u siewek rozwijających się z nasion zawierających duże ilości tych związków jako materiały zapasowe.

Dla procesu oddychania charakterystyczny jest stosunek liczby wydzielonych cząsteczek dwutlenku węgla do liczby pobranych cząsteczek tlenu, ponieważ rozkładowi substancji organicznych w komórkach towarzyszy proces wymiany gazowej pomiędzy rośliną i otoczeniem. Roślina wydziela aparatami szparkowymi dwutlenek węgla i pobiera tlen. Stosunek objętościowy molowej ilości wydzielonego CO_2 do molowej ilości pobranego O_2 nazywa się **współczynnikie**m bądź **ilorazem oddechowym** (RQ). Wartość współczynnika RQ zależy od stopnia utlenienia substratu oddechowego i charakteru procesu oddechowego. Dla cukrowców wynosi on 1 ($C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 \rightarrow 6\ CO_2 + 6\ H_2O$, ($RQ = \frac{6CO_2}{6O_2} = 1$). Dla tłuszczowców RQ jest mniejszy od jedności ($C_{18}H_{36}O_2 + 26\ O_2 \rightarrow 18\ CO_2 + 18\ H_2O$, RQ = 0,69), dla związków bogatych w tlen, np. kwasów organicznych, współczynnik oddechowy jest większy od jedności ($2\ C_2H_2O_4 + O_2 \rightarrow 4\ CO_2 + 2H_2O$, RQ = 4).

U większości roślin, w warunkach fizjologicznych, wielkość RQ waha się w granicach od 0,95 do 1,15, co wskazuje, że głównymi substratami oddychania są cukrowce. Jednak, na przykład, współczynnik oddechowy dojrzewających nasion sosny, które zawierają zarówno cukrowce, jak i tłuszcze oraz kwasy organiczne, wynosi około 1,2, kiełkujących nasion sosny – około 0,6. Niższy współczynnik oddechowy świadczy, że potrzeba więcej tlenu do zamiany substratu oddechowego na CO_2 i H_2O, a ilość energii wyzwalanej jest większa. Zatem wartość RQ mniejsza od jedności świadczy o niskim stopniu utlenienia substratu i jego wysokiej wartości energetycznej (tłuszcze), RQ większy od jedności charakteryzuje substrat o wysokim stopniu utlenienia i niższej wartości energetycznej (kwasy organiczne).

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

6.4.2. Przebieg oddychania tlenowego

Chemizm procesu oddychania to wiele powiązanych ze sobą łańcuchów reakcji biochemicznych. Gdy substratem oddechowym jest cukier glukoza, szlak oddechowy jest pełny i składa się z trzech zasadniczych etapów:

1) glikolizy – przemian glukozy do pirogronianu,
2) cyklu Krebsa (cykl cytrynianowy lub cykl kwasów trikarboksylowych),
3) łańcucha oddechowego – transportu wodoru i elektronów, co prowadzi do utlenienia wodoru przez tlen atmosferyczny (powstanie H_2O) oraz wyłapania energii (ATP) w procesie fosforylacji oksydacyjnej.

Glikoliza zachodzi w cytoplazmie, cykl Krebsa w matriks mitochondrialnym, a łańcuch oddechowy w grzebieniu, czyli błonie wewnętrznej mitochondrium.

● Glikoliza

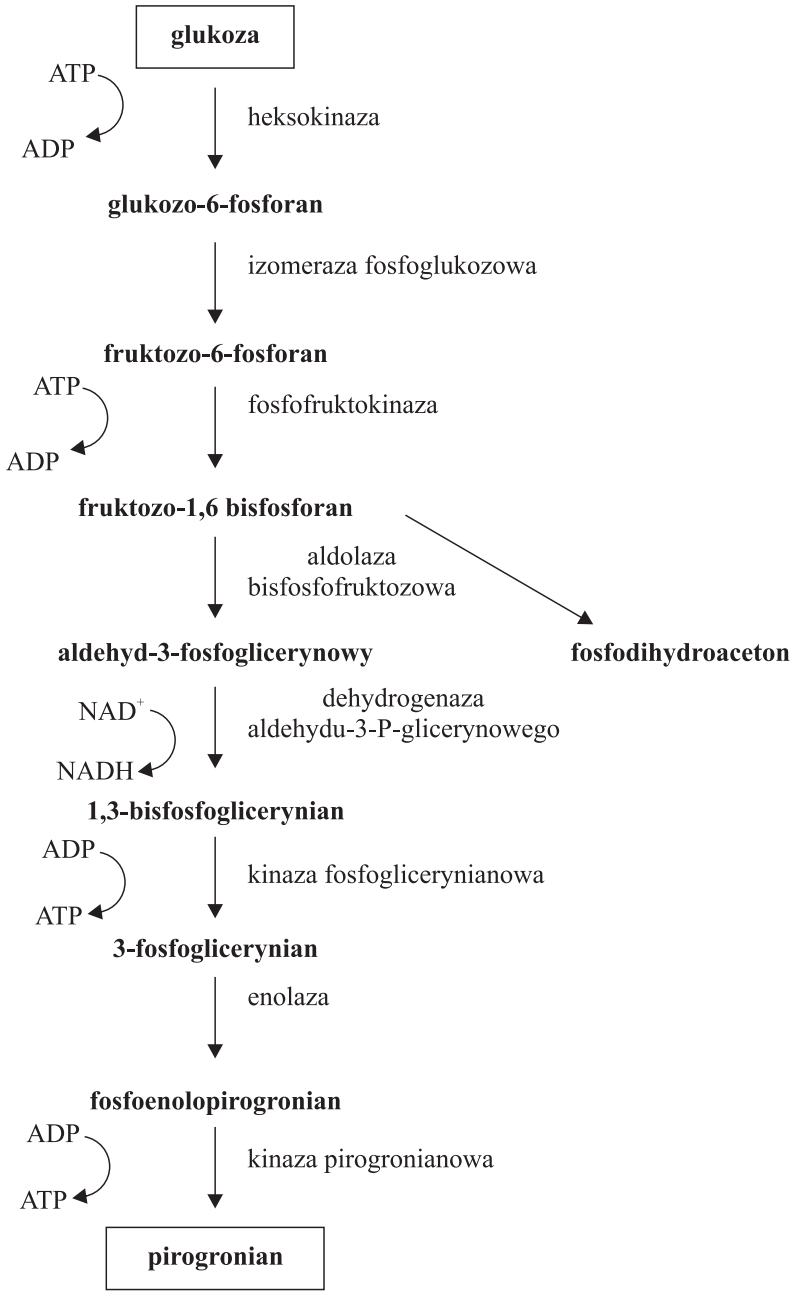
Glikoliza prowadzi do rozpadu glukozy w szeregu reakcji enzymatycznych. Zachodzą dwie grupy reakcji (rys. 183). Pierwsze polegają na ufosforylowaniu glukozy i jej przemianie do fruktozo-1,6-bisfosforanu. Reakcje dalsze prowadzą do rozpadu tej substancji i powstania aldehydu 3-fosfoglicerynowego, który zamienia się w kilku etapach w pirogronian. Zyskiem energetycznym glikolizy jest powstanie netto 2 cząsteczek ATP w wyniku fosforylacji substratowej oraz redukcja 1 cząsteczki NAD^+ do NADH.

Powstały pirogronian dyfunduje z cytoplazmy podstawowej do mitochondrium, gdzie uczestniczy w drugim etapie przemian oddechowych.

● Cykl Krebsa

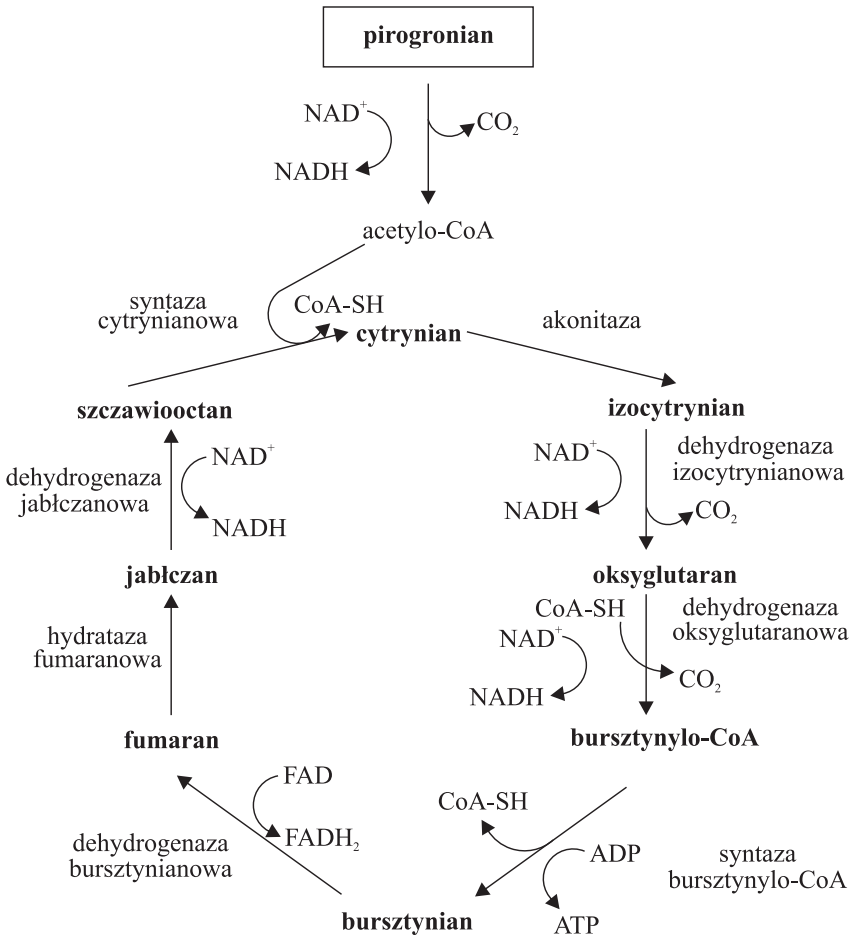
Pirogronian ulega w mitochondrium dekarboksylacji oksydacyjnej (odłączenie CO_2). Powstały związek dwuwęglowy łączy się z koenzymem A i powstaje acetylo-koenzym A (acetylo-CoA), który z kolei po połączeniu z szczawiooctanem powoduje powstanie cytrynianiu (rys. 184). Przemiany cyklu Krebsa można podzielić na dwie części. Część pierwsza to przemiany od pirogronianu do bursztynianu, w wyniku których dochodzi do całkowitego rozpadu pirogronianu na CO_2 i H_2O. Część druga to przemiany od bursztynianu do po-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 183. Glikoliza

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 184. Cykl Krebsa

nownie szczawiooctanu, a więc regeneracja akceptora acetylo-CoA. W trakcie przemian zachodzą cztery katalizowane przez odpowiednie dehydrogenazy reakcje odwodorowania. Powstają zredukowane nukleotydy (3 cząsteczki NADH i 1 cząsteczka $FADH_2$). Zredukowane nukleotydy są dostarczycielami elektronów i protonów do dalszych przemian zachodzących w łańcuchu oddechowym. Produktem końcowym tego cyklu (a także całego procesu oddychania) są także 2 cząsteczki CO_2.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

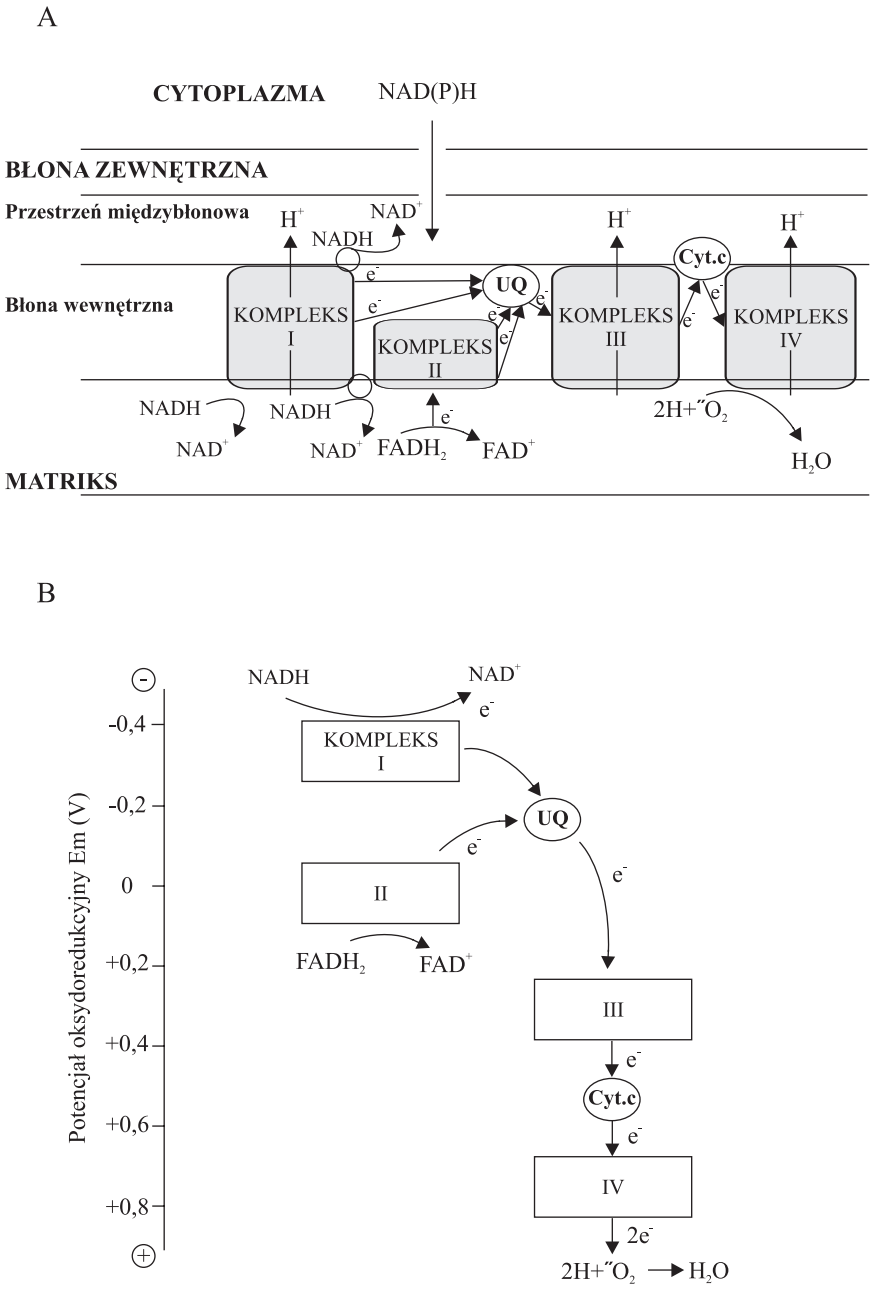
Łańcuch oddechowy

Trzeci, końcowy etap oddychania, zwany łańcuchem oddechowym, zachodzi na grzebieniu mitochondrialnym. Wiąże się on z przepływem elektronów oraz fosforylacją oksydacyjną.

Jest to przepływ elektronów w błonie wewnętrznej mitochondrium, połączony z utlenianiem zredukowanych nukleotydów (NADH i FADH2). To utlenianie polega na przenoszeniu elektronów na tlen atmosferyczny za pośrednictwem przenośników o różnym potencjale oksydoredukcyjnym (rys. 158B). Przenośniki (ubichinon, cytochrom c) są uszeregowane według wzrastających potencjałów oksydoredukcyjnych i są związane z czteroma zasadniczymi kompleksami białkowymi (rys. 185A). Ubichinon (UQ) jest rozpuszczalny w lipidach, znajduje się wewnątrz błony mitochondrialnej i funkcjonuje jako ruchomy przenośnik elektronów między II i III kompleksem białkowym. Cytochrom c jest białkiem hydrofilowym zlokalizowanym na zewnętrznej powierzchni błony i jest przekaźnikiem elektronów pomiędzy III i IV kompleksem białkowym. Kolejne kompleksy (ogniwa łańcucha) charakteryzują się wzrastającą zdolnością przyjmowania elektronów. Głównym składnikiem kompleksu I jest dehydrogenaza NADH – utlenia NADH i redukuje ubichinon do ubichinolu. Kompleks II, którego głównym komponentem jest dehydrogenaza bursztynianowa, odbiera elektrony z kompleksu I i $FADH_2$. Elektrony uwolnione w wyniku utlenienia bursztynianu przemieszczają się także na ubichinon z udziałem FAD (dinukleotydu flawinoadeninowego) i białek żelazo-siarkowych. Zredukowany w kompleksie I i II ubichinon jest powtórnie utleniany w kompleksie III, a elektrony są przenoszone na cytochrom c za pośrednictwem białek żelazowo-siarkowych oraz cytochromu b i c_1. Zredukowany przez kompleks III cytochrom c oddaje elektrony do kompleksu IV, który jest oksydazą cytochromową. Kompleks IV zbudowany jest z wielu białek, dwóch centrów miedziowych oraz dwóch cytochromów a. Kompleks ten przenosi elektrony na tlen cząsteczkowy, redukując go do H_2O. Powstała woda jest końcowym produktem (obok CO_2 i ATP) procesu oddychania tlenowego.

Tak więc wytworzone w trakcie glikolizy i cyklu Krebsa NADH i $FADH_2$ zostają utlenione do NAD i FAD. Tlen cząsteczkowy ulega redukcji do H_2O, a znaczna część uzyskanej energii swobodnej zostaje zużyta do produkcji ATP z ADP i fosforanu nieorganicznego (P_i) w procesie fosforylacji oksydacyjnej.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 185. Mitochondrialny łańcuch transportu elektronów. (A) błony mitochondrium, (B) potencjał elektrochemiczny przenośników elektronów UQ – ubichinon, Cyt. – cytochrom c

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Fosforylacja oksydacyjna jest głównym celem wszystkich przemian oddychania tlenowego. Zachodzi ona, ponieważ asymetryczne rozmieszczenie w błonie mitochondrialnej składników kompleksów łańcucha oddechowego powoduje, że jony H^+ (protony), tworzące się w wyniku utleniania NADH i bursztynianu w kompleksach białkowych I i II, a także utleniania cytochromu c, przechodzą do przestrzeni międzybłonowej. Powoduje to obniżenie pH (zakwaszenie) tych obszarów i wytworzenie gradientu elektrochemicznego protonów po dwu stronach wewnętrznej błony mitochondrialnej. Gradient ten staje się siłą motoryczną fosforylacji ADP, który to proces jest katalizowany przez enzym syntazę ATP. Syntaza ATP tworzy dodatkowy, V kompleks białkowy, który znajduje się także w błonie mitochondrialnej i umożliwia powrót protonów do matriks (rys. 185). Energia gradientu elektrochemicznego zostaje wtedy wykorzystana do energochłonnego procesu syntezy ATP. Budowa i funkcja mitochondrialnej syntazy ATP jest analogiczna do syntazy ATP występującej w błonach tylakoidów i uczestniczącej w procesie fosforylacji fotosyntetycznej.

6.4.3. Inne procesy dysymilacyjne

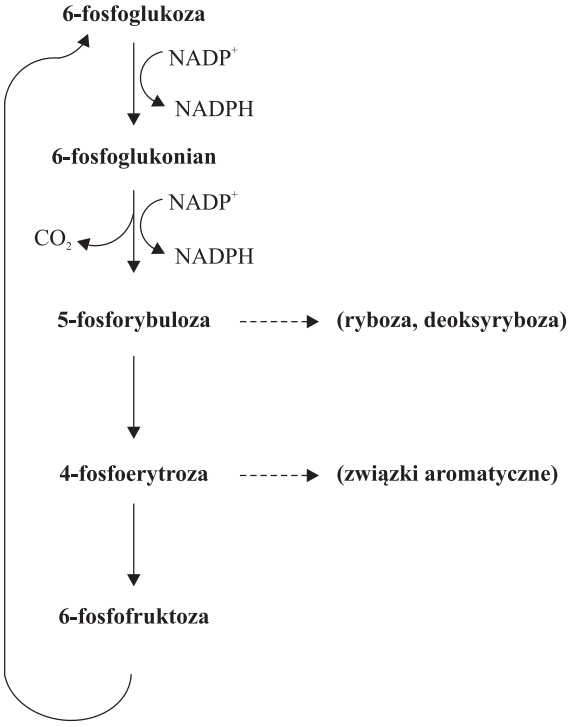
Oddychanie tlenowe z glikolizą, cyklem Krebsa i łańcuchem oddechowym jest głównym procesem dysymilacyjnym w komórkach roślinnych. Jednak, w zależności od dostępności tlenu, stanu fizjologicznego rośliny oraz niekorzystnych warunków środowiskowych, uruchamiane być mogą także inne procesy dysymilacyjne. Reakcje glikolizy i cyklu Krebsa nie są jedynymi szlakami metabolicznymi katabolizmu cukrowców. W pewnych warunkach funkcjonują także inne szlaki, jak pentozofosforanowy i jabłczanowy (obok glikolizy) czy cykl glioksalowy (obok cyklu Krebsa).

Szlak pentozofosforanowy

Glikoliza jest główną, ale nie jedyną drogą utleniania cukrów prostych w komórkach roślinnych. Funkcjonuje także szlak pentozowy, który podobnie jak glikoliza, odbywa się w cytoplazmie. Substratem w cyklu pentozowym jest 6-fosfoglukoza, która powstaje z rozkładu cukrowców zapasowych lub w procesie glikolizy. Związek ten ulega utlenieniu do 6-fosfoglukonianu, który w wyniku dekarboksylacji przekształca się w pentozo-5-fosforybulozę, a następnie

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

6-fosfofruktozę (rys. 186). Szlak pentozofosforanowy jest zatem także źródłem powstawania pentoz, a wśród nich rybozy i dezoksyrybozy, które są niezbędne do syntezy kwasów nukleinowych. Fosfoerytroza jest także substratem do tworzenia związków aromatycznych.



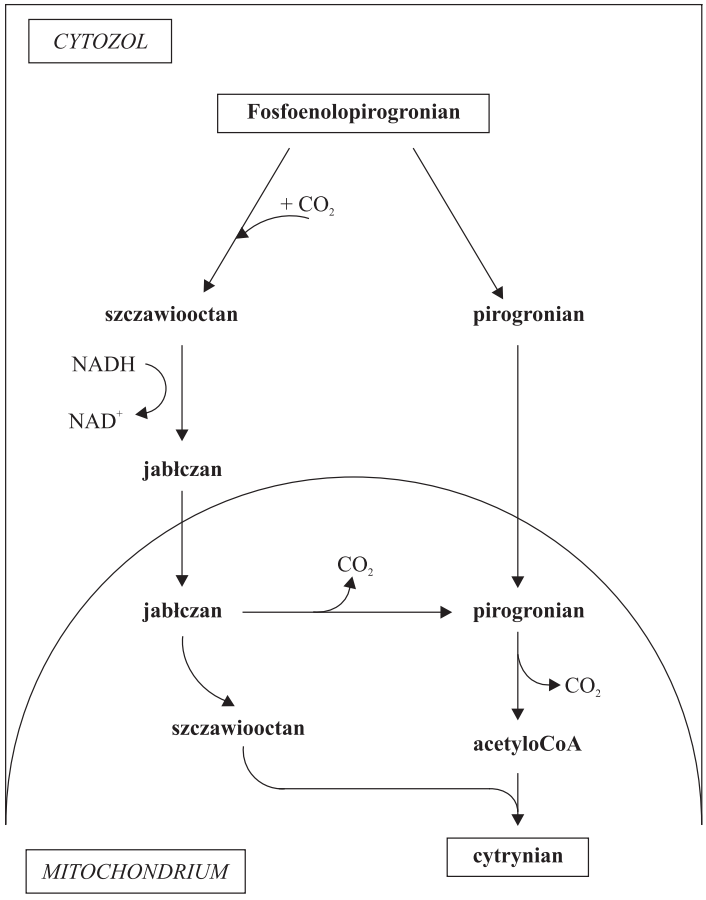
Rys. 186. Szlak pentozofosforanowy

Generalnie na 1 mol glukozy włączonej w cykl pentozowy uwalnia się 1 mol CO_2 i ulegają redukcji 2 mole $NADP^+$. Udział cyklu pentozowego w procesie oddychania roślin jest różny. W warunkach optymalnych jest niski – rzędu 5–15%, jednak w liściach, pędach oraz podziemnych tkankach zapasowych od 25 do 50% uwalnianego CO_2 pochodzi z cyklu pentozowego. W organach porażonych patogenami udział szlaku pentozowego w katabolizmie cukrowców sięga niejednokrotnie aż 90%. Dostarcza on także substratów do syntezy substancji zaangażowanych w reakcjach obronnych. Wysoka aktywność szlaku pentozofosforanowego pojawia się także w pędach i kwiatostanach w okresie kwitnienia roślin.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Szlak jabłczanowy

Szlak ten występuje tylko u roślin. W cytozolu podczas glikolizy powstaje fosfoenolopirogronian, który pod wpływem karboksylazy może przyłączyć CO_2 i przekształcić się w szczawiooctan (rys. 187). Ten związek jest redukowany przez dehydrogenazę i NADH do jabłczanu. Jabłczan przechodzi z cytosolu do mitochondrium, gdzie zostaje utleniony przez dehydrogenazę jabłczanową do szczawiooctanu, ewentualnie może ulec oksydatywnej dekarboksylacji i zamienić się w pirogronian. Dalsza dekarboksylacja pirogronianu wiedzie do powstania acetylo-CoA, który wiążąc się ze szczawiooctanem, tworzy cytrynian i rozpoczyna przemiany cyklu Krebsa.



Rys. 187. Szlak jabłczanowy

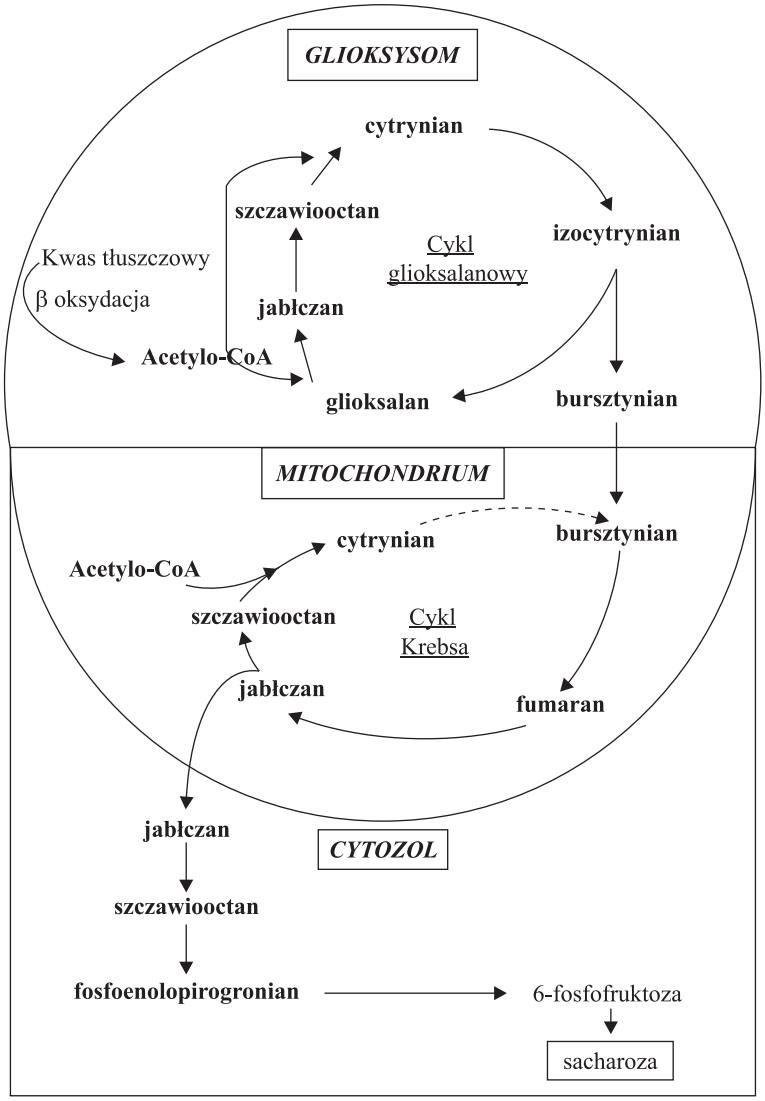
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Szlak jabłczanowy umożliwia komórkom roślinnym regulowanie metabolizmu oddechowego w zależności od zapotrzebowania na odpowiednie metabolity (szczawiooctan, pirogronian) i ich wykorzystanie do różnych syntez bioorganicznych, niekoniecznie związanych z samym oddychaniem. Komórki mogą nawet używać jabłczanu jako wyłącznego substratu (zamiast pirogronianu) przemian cyklu Krebsa. W czasie intensywnego wzrostu roślin regeneracja szczawiooctanu w szlaku jabłczanowym umożliwia sprawny przebieg oddychania. W niektórych tkankach roślinnych katabolizm cukrów w ramach szlaku jabłczanowego jest wręcz dominujący – przeważa nad glikolizą.

Cykl glioksalanowy

Przemiany cyklu glioksalanowego stanowią modyfikację cyklu Krebsa, funkcjonującą w komórkach metabolizujących tłuszczowce bądź zawierające je jako związki zapasowe. W wyniku rozkładu (β-oksydacji) kwasów tłuszczowych tworzy się duża liczba cząsteczek acetylo-CoA, natomiast niewiele pirogronianu. Reakcje cyklu glioksalanowego zlokalizowane są w **glioksysomach**, które są ściśle połączone z **oleosomami** (organelle gromadzące tłuszczowce). W glioksysomach zachodzą intensywne przemiany związków tłuszczowych. Cykl glioksalanowy stanowi pierwszy etap przemian tłuszczowców w cukrowce, zwanych **glukoneogenezą**. W wyniku tych przemian nierozpuszczalne tłuszczowce zostają przekształcone w sacharozę, a więc związek transportowany w roślinie, niezbędny do procesów rozwojowych, np. do wykształcenia z nasienia młodej siewki. Tłuszczowce będące w oleosomach są hydrolizowane przy udziale lipazy do kwasów tłuszczowych i glicerolu. Glicerol może być przekształcany do triozofosforanów, które włączają się do glikolizy bądź są przekształcane do sacharozy. Natomiast kwasy tłuszczowe przechodzą do glioksysomów, gdzie najpierw są rozkładane do acetylo-CoA w procesie β-oksydacji. Acetylo-CoA włącza się następnie do cyklu glioksalanowego. Cykl ten odbywa się w glioksysomach przy ścisłej współpracy z mitochondriami (rys. 188). W glioksysomach znajdują się 2 specyficzne enzymy: ligaza izocytrynianowa rozkładająca izocytrynian na bursztynian i glioksylan oraz syntaza jabłczanowa łącząca glioksylan z acetylo-CoA, czego rezultatem jest powstanie jabłczanu. Jabłczan zostaje utleniony do szczawiooctanu, który łącząc się z acetylo-CoA, daje ponownie cząsteczkę cytrynianu. W ten sposób

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 188. Cykl glioksalanowy

kolejne cząsteczki acetylo-CoA powstające z β-oksydacji zostają wykorzystane do syntezy bursztynianu, który przechodzi do mitochondrium i włącza się w przemiany cyklu Krebsa. Powstający w tym cyklu jabłczan przechodzi do cytozolu. Tam zostaje przez dehydrogenazę jabłczanową utleniony do szczawiooctanu, który z kolei po dekarboksylacji i fosforylacji przechodzi w fosfo-

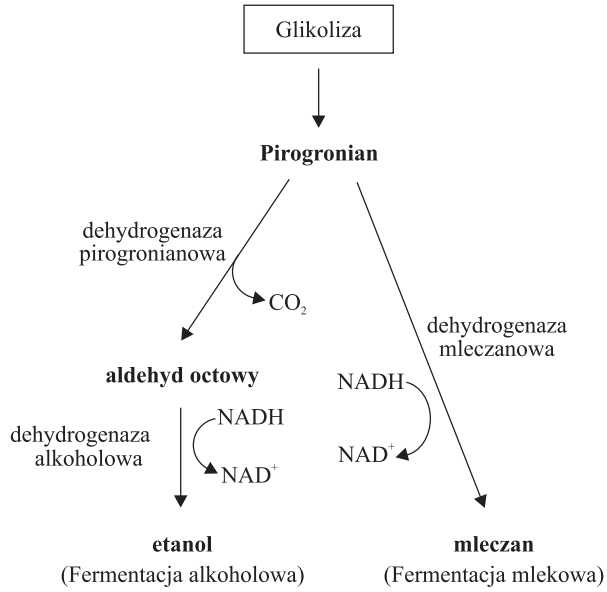
Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

enolopirogronian. Z niego powstaje fruktoza, sacharoza i inne cukry. Tak więc fosfoenolopirogronian jest substratem glukoneogenezy, czyli syntezy cukrowców w reakcjach odwrotnych do glikolizy. W rezultacie powstaje sacharoza, która jest dogodną formą transportową substancji odżywczych wykorzystywanych w procesach wzrostowo-rozwojowych siewek roślin oleistych. Cykl glioksalanowy i związana z nim glukoneogeneza są specyficznymi szlakami metabolicznymi, przekształcającymi tłuszczowce w cukrowce. Przemiany te mają podstawowe znaczenie dla roślin, u których tłuszczowce są materiałem zapasowym. W cyklu glioksalanowym nie uczestniczy tlen, nie ma strat węgla, ponieważ CO_2 nie jest uwalniany. Odwodorowanie jabłczanu jest źródłem energii dla rośliny, jeżeli zredukowana dehydrogenaza jabłczanowa przekaże wodory do łańcucha oddechowego.

- **Oddychanie beztlenowe**

Oddychanie beztlenowe (fermentacja) występuje w warunkach braku lub niedoboru tlenu u wszystkich żywych organizmów. U wielu bakterii i grzybów fermentacje są podstawowym źródłem wytwarzanej energii. U roślin drzewiastych także przejściowo pojawiają się procesy fermentacyjne w warunkach niedoboru tlenu, np. w korzeniach roślin rosnących w glebie zalanej wodą czy w nasionach o grubej okrywie lub wysianych zbyt głęboko w mokrą glebę. Hamowane są wówczas procesy oddychania mitochondrialnego, pojawia się natomiast oddychanie fermentacyjne, przebiegające w cytoplazmie. Akceptorem wodoru odłączonego od substratu oddechowego podczas procesu glikolizy nie jest tlen, ale końcowy produkt glikolizy – pirogronian. Pirogronian ulega dekarboksylacji, przy udziale dehydrogenazy, do aldehydu octowego, a następnie redukcji do etanolu (fermentacja alkoholowa). Pirogronian może także pod wpływem dehydrogenazy mleczanowej zostać zredukowany do mleczanu (fermentacja mlekowa), chociaż ten typ fermentacji występuje u roślin stosunkowo rzadko (rys. 189). Generalnie w trakcie fermentacji dochodzi tylko do częściowego utlenienia substratu. Zysk energetyczny tych procesów jest więc niewielki – wynosi 2 cząsteczki ATP na jedną cząsteczkę rozłożonej glukozy. Tkanki roślinne mogą oddychać beztlenowo tylko przez ograniczony czas, gdyż produkty fermentacji (etanol, kwas mlekowy) są w większych stężeniach dla roślin szkodliwe. Niektóre jednak rośliny, np. ryż, mogą dłuższy czas

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 189. Oddychanie beztlenowe

funkcjonować w warunkach obniżonego stężenia tlenu (hipoksja), gdyż mają zdolność do pozbywania się z komórek szkodliwych produktów fermentacji. Fermentacje prowadzone przez bakterie są natomiast niezwykle cenne i szeroko wykorzystywane w gospodarce człowieka (produkcja win, serów, kiszonek itp.).

6.4.4. Energetyka oddychania

Podczas transportu elektronów z 1 cząsteczki NADH powstałego w cyklu Krebsa tworzą się 3 cząsteczki ATP. Natomiast z powstałego w glikolizie NADH oraz z $FADH_2$, które włączają się do łańcucha oddechowego przez ubichinon, powstają 2 cząsteczki ATP.

Podczas utleniania 1 mola glukozy do CO_2 i H_2O powstają 2 mole NADH w trakcie glikolizy oraz 8 moli NADH i 2 mole $FADH_2$ w cyklu Krebsa. Z ich utlenienia powstają 32 mole ATP. Dodatkowo w procesie fosforylacji substratowej w glikolizie i cyklu Krebsa powstają 4 mole ATP. Zatem podczas utlenienia 1 mola glukozy teoretycznie wytwarza się łącznie 36 moli ATP. Obliczenia teoretyczne odbiegają jednak od danych doświadczalnych, które wskazują, że w trakcie utlenienia 1 mola glukozy powstają 32 mole ATP.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Ilość energii niezbędna do syntezy 1 mola ATP wynosi 50,2 kJ (12 kcal). Do syntezy 32 moli ATP potrzeba więc 1606 kJ (384 kcal). Ponieważ spalenie 1 mola glukozy w bombie kalorymetrycznej wyzwala 2880 kJ (687 kcal) energii, zatem wydajność energetyczna oddychania tlenowego, czyli ilość energii, jaką rośliny wiążą w postaci ATP, wynosi 56%. Reszta energii, w postaci głównie ciepła, zostaje wydzielana do otoczenia.

W przypadku oddychania beztlenowego (fermentacji) zysk energetyczny wynosi 2 mole ATP na 1 mol rozłożonej glukozy. Wynika stąd, że wydajność energetyczna fermentacji jest bardzo niska i wynosi około 3,5%.

6.4.5. Oddychanie drzew leśnych

Podczas oddychania następuje rozkład związków organicznych, co powoduje stratę masy. Ubytek masy w stosunku do suchej masy początkowej na jednostkę czasu (mg $\cdot g^{-1}$ s $\cdot$ m $\cdot h^{-1}$) może być więc miernikiem intensywności oddychania. Innymi miernikami może być pobieranie tlenu względnie wydalanie dwutlenku węgla (mg $\cdot g^{-1}$ s $\cdot$ m $\cdot h^{-1}$). Przy obliczaniu intensywności oddychania organów fotosyntetyzujących należy uwzględnić poprawkę na fotosyntezę i fotooddychanie, które przebiegają równolegle. Dopiero uwzględnienie intensywności tych procesów i masy odtransportowanych asymilatów pozwala na precyzyjne ustalenie rzeczywistej intensywności oddychania poszczególnych organów czy całego drzewa.

Regulacja oddychania

Symptomem **intensywności** oddychania jest ilość wydzielonego dwutlenku węgla, ilość pobranego tlenu, ewentualnie ilość zużytego substratu w przeliczeniu na jednostkę masy rośliny w określonym czasie. Intensywność oddychania zależy od wielu czynników natury wewnętrznej oraz warunków środowiskowych. Do najważniejszych należą: rodzaj i wiek tkanki, organu i rośliny, dostępność substratów oddychania, hormony roślinne, inhibitory oddechowe, urazy mechaniczne, temperatura, tlen, dwutlenek węgla, woda, światło, składniki mineralne gleby.

Najintensywniej oddychają komórki o dużej aktywności metabolicznej, do których należą intensywnie dzielące się komórki tkanek twórczych oraz szybko rosnące komórki w strefach wydłużania (elongacji). Wysokie zapotrzebowanie

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

energetyczne ma floem przewodzący asymilaty. Słabiej oddychają tkanki miękiszowe o charakterze magazynującym (spichrzowe) oraz tkanki okrywające. Jeśli chodzi o organy, to bardzo intensywnie oddychają organy generatywne, słabiej liście i korzenie, a najsłabiej organy spoczynkowe, jak korzenie spichrzowe czy zarodniki i nasiona. Warunkiem intensywnego oddychania jest także wysoki stopień uwodnienia organu oraz odpowiednia równowaga pomiędzy stymulatorami (gibereliny, auksyny, cytokininy) a inhibitorami (ABA, związki fenolowe). Etylen stymuluje oddychanie u owoców klimakterycznych (jabłka, gruszki, pomidory), a także u roślin z urazami i infekcją patogenów.

Do czynników środowiskowych wpływających na intensywność oddychania należą: temperatura, dwutlenek węgla, tlen, woda, światło, składniki mineralne, urazy mechaniczne i patogeny. Optimum temperaturowe dla oddychania znajduje się około 30–35°C i jest wyższe od optimum temperaturowego fotosyntezy (15–30°C). Najniższe temperatury, w których proces oddychania funkcjonuje, to około –10°C, temperatury maksymalne zaś dochodzą do powyżej 40°C.

Wysoka zawartość tlenu w atmosferze (około 21%) powoduje, że nie jest on czynnikiem ograniczającym oddychanie w częściach nadziemnych roślin, natomiast dla oddychania części podziemnych (korzeni, bulw, kłączy) obniżona zawartość tlenu w glebie (poniżej 10%) jest często przyczyną gwałtownego spadku intensywności procesu.

Dwutlenek węgla występuje w atmosferze w ilości 0,03%. Obniżenie, ewentualnie znaczne podwyższenie jego zawartości w środowisku, względnie w roślinie (np. nasionach), wpływa niekorzystnie na intensywność procesu oddychania. Najczęściej wzrost stężenia CO_2 obserwuje się w glebie o małej zawartości tlenu. Hamujący wpływ CO_2 na oddychanie wykorzystywany jest w przechowalnictwie owoców i warzyw.

W optymalnie uwodnionych tkankach proces oddychania przebiega intensywnie. Jednak niedobór wody, np. w nasionach, prowadzi do zahamowania oddychania, co związane jest z niemożnością ich skiełkowania.

Składniki mineralne (żelazo, miedź) wchodzą w skład enzymów oddechowych i przenośników elektronów. Oddychanie stymulowane jest przez azot, żelazo, cynk, fosfor, magnez i miedź. Z drugiej strony jednak, także deficyt składników mineralnych w roślinie może stymulować intensywność oddychania w korzeniach. Wywołane jest to dużym zapotrzebowaniem na energię (ATP), która jest niezbędna do aktywnego transportu jonów.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Urazy mechaniczne i zranienia roślin powodują bardzo silny wzrost intensywności oddychania, ponieważ energia jest wtedy niezbędna dla procesów regeneracyjnych. Także patogeny (bakterie, grzyby) powodują zwiększenie intensywności oddychania, co związane jest z procesami obronno-odpornościowymi rośliny oraz zapotrzebowaniem patogenów na energię.

Oddychanie poszczególnych organów drzew

W **korzeniach** bardzo intensywnie oddychają ośrodki merystematyczne aktywnie rosnących wierzchołków korzeniowych. Także komórki kambium oraz miękisz łykowy i miękisz drzewny charakteryzują się wysoką intensywnością oddychania. Drzewa stanowisk bagiennych lub narażonych na okresowe zalewanie wykształcają wyspecjalizowane korzenie, tzw. pneumatofory, które umożliwiają wymianę gazową. Drzewa mangrowe wytwarzają liczne korzenie powietrzne pokryte przetchlinkami, wystające ponad powierzchnię gleby. Korzenie te zapewniają niezbędną dla prowadzenia procesu oddychania wymianę gazową.

W **pniach** drzew dużą intensywnością oddychania charakteryzuje się kambium oraz żywe komórki floemu (tab. 19). Oddychanie zachodzi także w miękiszu drzewnym, ale przede wszystkim w warstwie bielu (promienie rdzeniowe i miękisz drzewny). Twardziel również pobiera nieduże ilości tlenu, służące jednak głównie do utleniania związków organicznych w martwych komórkach ksylemu.

Tab. 19. Intensywność oddychania tkanek w pniu *Fraxinus nigra*

Tkanka	Intensywność oddychania ($mm^3O_2*g^{-1}S.m.h.^{-1}$)
Kambium	181,0
Floem	89,0
Drewno	18,7
Drewno (twardziel)	2,3

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Pąki oddychają intensywnie w okresie ich wiosennego rozwoju, natomiast w okresie spoczynku (późna jesień i zima) proces oddychania zachodzi w minimalnym stopniu.

Również **liście** charakteryzują się wysoką intensywnością oddychania w okresie ich rozwoju. Intensywność oddychania liści jest większa w górnej (słonecznej) części korony drzew (tab. 20). W liściach starych intensywność oddychania spada. W młodych liściach wielu drzew liściastych zużycie asymilatów w procesie oddychania sięga do 40–50%.

Tab. 20. Intensywność oddychania liści z górnej (słoneczne) i dolnej (cieniste) części korony drzew

Drzewo	Intensywność oddychania ($mgCO_2 50cm^{-2}*h^{-1}$)	
	liście słoneczne	liście cieniste
Quercus robur	0,92	0,24
Fagus silvatica	0,83	0,11
Fraxsinus excelsior	0,82	0,09

Młode rozwijające się **nasiona** oddychają z dużą intensywnością, jednak w miarę ich dojrzewania intensywność oddychania obniża się i spada do minimum u nasion w pełni dojrzałych, które przechodzą w stan anabiozy. W kiełkujących nasionach intensywność oddychania wraz z wzrastającym uwodnieniem tkanek gwałtownie rośnie.

W **owocach** najwyższa intensywność oddychania występuje bezpośrednio po zawiązaniu owoców, w miarę ich dojrzewania natężenie procesów oddechowych maleje.

Najintensywniej oddychają więc komórki merystematyczne i szybko rosnące o dużej aktywności metabolicznej. Słabiej oddychają tkanki miękiszowe, zwłaszcza miękisz zapasowy oraz tkanki okrywające. Intensywnie oddychają także komórki floemu, w ksylemie zdolność tę ma tylko miękisz drzewny. Znaczne różnice w oddychaniu istnieją także pomiędzy poszczególnymi organami drzew. Bardzo intensywnie oddychają organy generatywne, słabiej

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

liście i korzenie, a najsłabiej organy spoczynkowe (pąki spoczynkowe, korzenie spichrzowe, nasiona). Natężenie procesów oddechowych jest zawsze większe w organach o dużej zawartości wody, gdzie uruchomiona zostaje maszyneria enzymatyczna katalizująca reakcje oddechowe.

Produktywność drzew a procesy wymiany gazowej

Intensywność oddychania drzew jest związana ze stanem fizjologicznym i funkcją organów. Drzewa zwiększają oddychanie wiosną (wpływ uwodnienia i wzrostu temperatury), latem utrzymuje się intensywność oddychania na względnie wysokim poziomie, maleje jesienią i w sposób bardzo ograniczony zachodzi również zimą.

Dla procesów wzrostu i rozwoju, a także produktywności drzew, duże znaczenie ma relacja intensywności oddychania do intensywności fotosyntezy. Ilość asymilatów zużytych w procesie oddychania stanowi bardzo istotny składnik ogólnego bilansu produktywności drzewa. Asymilaty wytwarzają głównie liście, natomiast procesy oddechowe zachodzą we wszystkich żywych komórkach i tkankach drzewa. Wymiana gazowa odbywa się głównie w liściach, badania dotyczyły zatem głównie oddychania liści różnych gatunków drzew. Okazało się, że biorąc pod uwagę wielkość współczynnika R_D (oddychanie ciemniowe), drzewa uszeregować można następująco: *Betula pendula* > *Quercus robur* > *Fagus sylvatica* > *Larix decidua* > *Pinus silvestris* > *Picea abies*. Zatem u drzew liściastych straty materii organicznej na oddychanie są z reguły większe niż u drzew szpilkowych. Natężenie oddychania liści zależy od ich położenia w koronie drzewa i od temperatury. Wysokie temperatury stymulują, a niskie hamują procesy oddechowe. Liście słoneczne oddychają intensywniej niż liście cieniste.

Produktywność drzewa, a więc przyrost biomasy, uzależniona jest od zdolności asymilacyjnej oraz od strat substancji organicznych w procesie oddychania. Światło o natężeniu korzystnym dla fotosyntezy netto (P_N) stymuluje przyrost biomasy. W niekorzystnych warunkach świetlnych wzrasta oddychanie ciemniowe (R_D) (tab. 21), które obniża wartość fotosyntezy netto. Stosunek intensywności fotosyntezy (P_N) do natężenia oddychania ciemniowego (R_D) jest uważany za wskaźnik ekonomii metabolizmu liści. Badania oddychania siewek sosny wykazały, że produktywność tych siewek jest ściśle skorelowana z intensywnością oddychania.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Tab. 21. Wpływ warunków świetlnych na intensywność fotosyntezy i oddychania ciemniowego liści *Fraxinus pennsylvanica.* X – świetlny punkt kompensacyjny

Natężenie światła (%PhAR)	Intensywność fotosyntezy (mg CO_2*dm^{-2}*h^{-1})	Intensywność oddychania (mg CO_2*dm^{-2}*h^{-1})
90	5,20	0,58
18	3,50	0,66
4^x	0,60	0,59
0,50	−0,6	1,34

Do oszacowania bilansu wymiany gazowej drzew potrzebne są dane dotyczące zarówno produkcji fotosyntetycznej, jak i oddychania poszczególnych organów. Szczególną rolę u drzew odgrywają korzenie, które silnie oddychają, a nie prowadzą procesu fotosyntezy. Ocena strat biomasy wywołanych przez oddychanie korzeni jest, zwłaszcza w przypadku drzew dojrzałych, trudna. Niektóre oceny wskazują, że na oddychanie korzeni roślin iglastych zużywanych jest od 40 do 60% produktów fotosyntezy. Z ocen innych wynika, że np. 20-letnia sosna zwyczajna zużywa około 28% produkcji fotosyntetycznej na oddychanie i 72% na przyrost biomasy różnych organów. Jednak ogólnie rzecz biorąc, szacuje się, że zwłaszcza u starszych drzew straty spowodowane oddychaniem sięgają od 40 do 50% produkcji fotosyntetycznej. U drzew liściastych straty materii organicznej na oddychanie są z reguły większe niż u drzew szpilkowych.

Na produktywność drzew olbrzymi wpływ wywiera cały kompleks czynników natury wewnętrznej (budowa, wiek i stan fizjologiczny tkanek) oraz czynniki środowiskowe (temperatura powietrza i gleby, nasłonecznienie, skład gazowy powietrza, wilgotność gleby, zanieczyszczenie środowiska, urazy mechaniczne). Duże znaczenie ma także lokalizacja i pokrój drzewa. Drzewa rosnące na otwartej przestrzeni i mające rozbudowaną koronę wykazują wyższy stosunek fotosyntezy do oddychania, a w rezultacie bujniejszy wzrost i rozwój oraz większą produktywność niż drzewa z małą koroną i rosnące w zwarciu.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Z drugiej strony jednak drzewa rosną zazwyczaj w mniej czy bardziej zwartym drzewostanie. Istotna jest zatem struktura takiego zespołu roślinnego, ponieważ do liści górnych korony dociera więcej promieniowania fotosyntetycznie aktywnego (PhAR) niż do liści dolnych. Promieniowanie to jest przez liście górne filtrowane i do liści dolnych dociera głównie promieniowanie długofalowe (daleka czerwień), co powoduje, że ich fotosynteza jest mało intensywna. W zwartej strukturze drzewostanu intensywną fotosyntezę prowadzą przede wszystkim liście zlokalizowane w górnej części korony. Liście dolne charakteryzują się natomiast wyższą intensywnością oddychania.

6.4.6. Znaczenie procesów oddechowych

Oddychanie spełnia podwójną rolę w organizmie roślinnym:

1) dostarcza energii, która jest niezbędna dla funkcjonowania każdej żywej komórki, tkanki, organu i całej rośliny. Dopływu energii wymagają wszystkie podstawowe procesy fizjologiczne (metabolizm podstawowy i wtórny, pobieranie wody i składników mineralnych, fotosynteza, procesy wzrostu i rozwoju, ruchy organów, procesy adaptacyjne i odpornościowe);
2) dostarcza materiałów wyjściowych (substratów) do syntezy głównych składników komórkowych (acetylo-CoA jest substratem do syntezy kwasów tłuszczowych i terpenoidów, metabolity cyklu Krebsa służą do syntezy aminokwasów i porfiryn, triozy powstające w czasie glikolizy wchodzą w skład tłuszczów, pentozy wytworzone w szlaku pentozofosforanowym są składnikami kwasów nukleinowych itd.).

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Rozdział 7 | *Ekofizjologia zbiorowisk leśnych*

7.1. Podstawy ekologiczne

Drzewo żyje w określonych i zmiennych warunkach otoczenia. Całokształt tych warunków świata zewnętrznego oddziałujących na organizm stanowi **środowisko**. Warunki te wynikają z działania różnorodnych czynników ekologicznych, takich jak:

1) klimatyczne – temperatura, światło, woda, powietrze,
2) edaficzne (odżywcze) – gleba,
3) topograficzne – położenie i rzeźba terenu, ekspozycja słoneczna, nachylenia zboczy,
4) biotyczne – wpływ mikroorganizmów, roślin, zwierząt i człowieka.

Drzewo, żyjąc w określonym środowisku, znajduje się także w konkretnym siedlisku. **Siedlisko** jest to całokształt działających w danym miejscu czynników ekologicznych, z wykluczeniem czynników biotycznych. Występują więc siedliska wilgotne i suche, kwaśne i zasadowe, zimne i ciepłe, nasłonecznione i zacienione itp. Charakter siedliska jest zależny od położenia geograficznego, wzniesienia ponad poziom morza, odległości od dużych zbiorników wodnych, skały macierzystej i innych. Dlatego w różnych miejscach rośliny rosną w różnych siedliskach.

Wszystkie czynniki ekologiczne środowiska działają wspólnie, są ze sobą wielopłaszczyznowo powiązane, a zmiana któregokolwiek z nich pociąga za sobą zmiany innych. Wymagania roślin w stosunku do poszczególnych czynników mają pewne granice tolerancji, jednak czynnik występujący w nasileniu zbliżonym do granic tolerancji, staje się czynnikiem ograniczającym, który może osłabiać lub uniemożliwiać rozwój rośliny. Granice tolerancji w obrębie jednego gatunku podlegają zmienności, ponieważ rośliny dostosowują intensywność swoich procesów życiowych do konkretnych warunków ekologicznych. W ten sposób powstają odmiany roślin zwane **ekotypami**. Są to określone rasy tego samego gatunku, różniące się wymaganiami w stosunku do czynników siedliskowych.

Ogromny wpływ na warunki życia na Ziemi ma jej miejsce w układzie słonecznym, ustawienie osi kuli ziemskiej, obrót dobowy naszej planety, droga wokół Słońca, obecność dużego satelity (Księżyca). Wynikają z tego tak ważne

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

konsekwencje, jak dobowe zmiany oświetlenia, odpowiednia temperatura, układ stref klimatycznych, pory roku, pływy oceanów i mórz i inne. Są to zjawiska podstawowe, warunkujące rozwój życia na Ziemi w takiej postaci, w jakiej występuje. Czynniki kosmiczne wraz z czynnikami fizyczno-chemicznymi naszej planety (gleba, woda, atmosfera) stwarzają układ warunków siedliskowych umożliwiający funkcjonowanie i rozwój ewolucyjny organizmów. Warunki takie występują jednak w stosunkowo ograniczonej przestrzeni, której grubość nie przekracza 20 km. Jest to **biosfera**, a więc przestrzeń, w której funkcjonują żywe organizmy.

Każde zgrupowanie roślin występujące na określonej powierzchni Ziemi, stanowiące pewną przestrzenną całość, nazywamy **zbiorowiskiem roślinnym**. Zbiorowiskiem roślinnym jest więc np. las bukowy, torfowisko i łąka. Jest to zatem pojęcie bardzo ogólne, używane w miarę potrzeby, raz w szerszym, raz w węższym znaczeniu. W węższym wtedy, gdy mamy na myśli zbiorowisko roślinne o określonym składzie florystycznym (listę gatunków) i występowaniem w nim gatunków charakterystycznych. Wtedy to zbiorowisko roślinne staje się **zespołem roślinnym**. Każdy zespół roślinny jest więc zarazem zbiorowiskiem, natomiast nie każde zbiorowisko roślinne jest zespołem.

Każde zbiorowisko roślinne jest wielogatunkowym zbiorem organizmów, w skład którego wchodzą skupienia osobników jednogatunkowych, czyli **populacje**. Zbiorowisko roślinne jest więc wspólnotą populacji roślinnych (**fitocenozą**), które wraz z populacjami innych organizmów (plechowce, zwierzęta) tworzą **biocenozę**. Biocenoza jest to zbiorowisko wielu populacji różnych organizmów żywych, zasiedlających wspólnie określony teren i powiązanych współzależnościami. Biocenozy występują w określonym **środowisku ekologicznym** (biotopie), na które składają się różne czynniki ekologiczne, jak: gleba, woda, składniki mineralne, skład atmosfery, czynniki fizyczne (światło, temperatura, grawitacja), ukształtowanie terenu i inne. Biocenoza wraz ze środowiskiem ekologicznym (biotopem) tworzą razem układ ekologiczny zwany **ekosystemem**, w którym istnieje wzajemne powiązanie i oddziaływanie nieożywionego siedliska i żywych organizmów. W ekosystemie następuje także przepływ energii i zamknięty cykl krążenia materii.

Ekosystem jest zatem jednostką ekologiczną, w skład której wchodzą cztery zasadnicze elementy składowe:

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

1) podłoże (gleba, powietrze);
2) producenci – zielone fotosyntetyzujące rośliny;
3) konsumenci I i II rzędu – zwierzęta odżywiające się materią organiczną producentów (I rz.) oraz konsumentów I rz.;
4) reducenci (destruenci) – bakterie i grzyby rozkładające materię organiczną biocenozy na przyswajalne dla producentów proste związki chemiczne.

W ekosystemie zachodzi zatem stałe krążenie materii i przepływ energii. Całość zgromadzonej w organizmach producentów i konsumentów masy organicznej i zawartej w niej energii stanowi tzw. **produkcję biologiczną ekosystemu**.

Wyższym nad ekosystemem poziomem organizacji ekologicznej jest **krajobraz** (mozaika ekosystemów) oraz **biosfera** planety (sfera życia).

Ekosystemy są najbardziej trwałymi układami biologicznymi. Życie biocenoz w ekosystemach jest najdłuższe i mierzy się w tysiącach, setek tysięcy czy, jak w przypadku mórz i oceanów, w milionach lat.

Podstawowe ekosystemy, jak: morza, jeziora, lasy, łąki, pola uprawne, produkują materię organiczną. Producenci wytwarzają tzw. produkcję pierwotną. Wyróżnić można **produkcję pierwotną** brutto i netto. Produkcja pierwotna **brutto** to materia organiczna powstała w procesie fotosyntezy w jednostce czasu. Produkcja pierwotna **netto** to materia organiczna powstała w procesie fotosyntezy, pomniejszona o materię traconą w procesie oddychania, w jednostce czasu.

Produkcja wtórna ekosystemu to materia organiczna wytwarzana przez heterotrofy przy użyciu organicznych związków pokarmowych (produkcji pierwotnej) uzyskanych od producentów (autotrofów), czyli roślin.

Produkcja, generalnie rzecz biorąc, polega na przyroście masy organicznej w postaci komórek, tkanek i organów powstałych w określonym odcinku czasu. Powstaje w wyniku współdziałania dwóch różnych procesów biologicznych: powiększania się liczby osobników dzięki rozmnażaniu i wzrostowi osobniczemu. Produkcja prowadzi do powstania określonej ilości biomasy. Biomasa to ogólne zasoby materii organicznej znajdujące się w określonym momencie w ekosystemie. Produkcja masy określana jest z reguły wagowo (świeża i sucha masa), natomiast produkcja energii określana jest w kaloriach lub dżulach na jednostkę ciężaru.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Produkcja pierwotna na lądzie może być określana na podstawie długości okresu wegetacyjnego, temperatury i opadów. Wielkość ta znacznie się różni w poszczególnych częściach świata. Najwyższa jest w wilgotnych lasach tropikalnych, a najniższa w ekosystemach arktycznych, górskich i pustynnych. Dlatego największą biomasę nagromadziły lasy tropikalne, lasy borealne, liściaste i wiecznie zielone, a w znacznie mniejszym stopniu sawanny, zbiorniki wodne i ekosystemy trawiaste. Przyjmuje się, że żywa materia Ziemi składa się w 99% z autotroficznych organizmów fotosyntetyzujących. Ogólna ilość biomasy roślinnej obszarów lądowych wynosi około 2,4 tys. mld ton. Masa roślinna w wodach lądowych i oceanicznych jest setki razy mniejsza. Ogólnie około 80% całej biomasy roślinnej zawarte jest w lasach. One decydują o wysokim udziale regionu tropikalnego i regionu borealnego w całkowitej biomasie roślinnej kuli ziemskiej.

Szata roślinna jakiegoś obszaru składa się z fitocenoz różnych zespołów roślinnych. **Zespół roślinny** jest to takie zbiorowisko roślinne, w którym skład florystyczny powtarza się regularnie w określonych warunkach ekologicznych oraz występuje grupa gatunków charakterystycznych, różniących ten zespół od innych zespołów roślinnych. Zespół jest to więc abstrakcyjnie ujęty, najniższy hierarchicznie typ fitocenozy, który na danym terenie ma swoistą charakterystyczną kombinację gatunków. Charakterystyczne dla danego zespołu gatunki to te, które wybiórczo bądź preferencyjnie występują w tym właśnie zespole roślinnym.

Szata roślinna Polski obejmuje szeroki wachlarz zbiorowisk roślinnych. Dotychczas opisano ponad 500 zespołów oraz ponad 40 klas zespołów roślinnych. Tworzą one roślinność naszego kraju: wodną i bagienną, torfowiskową, leśną i zaroślową, łąk i muraw oraz roślinność synantropijną.

Zespół roślinny jako całość nie jest dokładnie określonym, realnie długo istniejącym bytem, ponieważ jego skład gatunkowy ulega ciągłym zmianom. Wszystkie zbiorowiska roślinne ulegają przekształceniom pod wpływem zmieniających się czynników ekologicznych i biotycznych. Procesy zachodzące w zbiorowiskach dzieli się na progresywne i regresywne. Procesy progresywne to **sukcesja**, w czasie której następuje rozwój roślinności. **Regresja** jest procesem przeciwnym do sukcesji i prowadzi do przekształcenia roślinności od struktur złożonych do prostych. Wiedzie ona do uproszczenia struktury pionowej i poziomej zbiorowiska, czego skutkiem jest powstanie prostych nietrwałych układów o odmiennych, zredukowanych funkcjach.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Sukcesja jest wynikiem zmian zachodzących w środowisku abiotycznym pod wpływem biocenozy. Regulowana jest głównie biologicznymi właściwościami biocenozy, a nie tylko czynnikami fizycznymi.

Wyróżnić można trzy główne stadia sukcesji: inicjację, stadium przejściowe oraz stadium końcowe (terminalne). **Inicjację** sukcesji musi poprzedzić pojawienie się wolnej przestrzeni (nowizny). Jeśli teren ten nie był wcześniej pokryty roślinnością, to zachodzi **sukcesja pierwotna**. Na lądzie, na obszarach skalistych pierwotnymi pionierami życia są bakterie, sinice, promieniowce, okrzemki, grzyby i porosty. Czasami jednak, np. na nagim rumowisku skalnym, mogą też kiełkować nasiona niektórych roślin, np. kosówki (*Pinus mugo*). Z czasem, z nasion miejscowego i obcego pochodzenia, pojawia się coraz więcej gatunków roślin, które opanowują całą wolną przestrzeń. Wśród nich są gatunki charakterystyczne dla tego zbiorowiska, zajmujące coraz więcej miejsca. Dochodzi do stabilizacji gatunkowej zbiorowiska, ponieważ w wyniku konkurencji o światło, wodę, składniki pokarmowe, odporności na patogeny, pozostają te gatunki, które są najbardziej do istniejących warunków środowiskowych przystosowane. Tworzy się w ten sposób zbiorowisko wielogatunkowe mające właściwości zespołu roślinnego. Wytwarzają się mechanizmy homeostatyczne biocenozy.

Jeśli teren był już uprzednio zajęty przez rośliny, które zginęły bądź je zniszczono (np. kataklizmy, wyręb lasu), wtedy zachodzi **sukcesja wtórna** bądź częściowa. Duże znaczenie ma wtedy migracja tzw. propaguł, tzn. nasion, zarodników, organów wegetatywnych, pochodzących z zewnątrz.

W stadium drugim sukcesji (**przejściowym**) dużą rolę odgrywa modyfikacja warunków środowiska pod wpływem rosnących tam roślin i innych organizmów. Gleba podlega zmianom fizycznym i chemicznym, wzbogacają ją szczątki organiczne, przerastają korzenie roślin, pojawiają się różne drobnoustroje, organizmy plechowe oraz zwierzęce. Jednocześnie między gatunkami zasiedlającymi wolne miejsca trwa konkurencja o przestrzeń i pożywienie. Wszystko to prowadzi do generalnej zmiany sytuacji, wycofywania się roślin dotychczasowych i pojawiania się nowych gatunków.

Sukcesja przechodzi wtedy w **stadium końcowe**, które charakteryzuje stabilizacja zbiorowiska roślinnego. Dochodzi do powstania zbiorowiska **klimaksowego**, a więc ukształtowania się takiej kompozycji gatunkowej, jaka w danym klimacie jest zdolna trwać w czasie i przestrzeni. Biocenoza osiąga

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

wtedy fazę terminalną, z w pełni wykształconą strukturą i warunkami mikroklimatycznymi.

Obecnie, w okresie silnej antropopresji (działania ludzkie wpływające na przemiany środowiska i roślinności), klimaks jest formą bardzo rzadką. Do klimaksów należą niektóre lasy w Karpatach, pierwotne lasy Puszczy Białowieskiej, tundry arktyczne, syberyjska tajga i tropikalne dżungle.

Sukcesja jest najczęściej procesem długotrwałym. Sukcesja pierwotna jest powolniejsza i bardziej długowieczna. Krótkotrwałe sukcesje trwają kilka bądź kilkanaście lat. Do długotrwałych zaliczany jest powrót lasu na miejsca przezeń opuszczone. Sukcesja taka trwa od kilkudziesięciu do kilkuset lat.

W młodych, zmieniających się w trakcie sukcesji ekosystemach, ogólna energia zużywana w procesie oddychania jest wyraźnie mniejsza od produkcji całkowitej. Nadwyżki energii są wbudowywane w struktury ekosystemu i powiększają zasoby naturalne danego środowiska. W ekosystemach terminalnych (klimaksie) cała energia wytwarzana w procesie fotosyntezy zużywana jest w oddychaniu autotrofów i heterotrofów. Nie ma więc nagromadzenia energii. Ekosystemy klimaksowe w najbardziej oszczędny sposób wykorzystują możliwości produkcyjne danego środowiska.

7.2. Wpływ środowiska na życie roślin drzewiastych

Główne czynniki środowiskowe oddziaływujące na funkcjonowanie roślin drzewiastych to światło, ciepło, woda, skład powietrza, gleba i czynniki biotyczne.

Światło

Światło słoneczne jest ważnym czynnikiem w życiu wszystkich roślin. Nie wyznacza ono stref roślinnych jak ciepło, ale decyduje o składzie zbiorowisk roślinnych. Promieniowanie słoneczne może być bezpośrednie i rozproszone. Do powierzchni Ziemi dociera tylko około połowa promieniowania (rys. 101). Na niżu oraz w lesie przeważa światło rozproszone, natomiast w górach i na stepach promieniowanie bezpośrednie. Dla funkcjonowania roślin (proces fotosyntezy, procesy fotomorfogenezy) ważne są przede wszystkim długości fal z zakresu czerwieni, dalekiej czerwieni i światła fioletowoniebieskiego.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

W promienie czerwone obfituje światło słoneczne ranne i wieczorne oraz światło rozproszone, odgrywające szczególnie dużą rolę w dni pochmurne.

Brak światła powoduje w roślinie **etiolizację** (wydłużanie się pędów, brak chlorofilu, mozaikowatość liści, słabe wykształcenie elementów mechanicznych). Nadmiar światła powoduje skracanie się pędów i silne wykształcanie tkanek mechanicznych. Na powierzchni Ziemi bardzo mało jest jednak miejsc, w których rośliny nie mogą żyć ze względu na zbyt małą bądź nadmierną ilość światła. Zbyt słabe światło (poniżej $\frac{1}{100}$ normalnego) odbija się niekorzystnie na roślinności i powoduje np. brak runa w lesie o zbyt zwartych koronach drzew.

Światło wywołuje u roślin najrozmaitsze reakcje morfogenetyczne. Formuje ono strzałę (pień) wielu drzew, powoduje zmiany w ustawieniu liści, dwupostaciowość liści (słabe światło – liście okrągłe, silne światło – liście wydłużone). Wszystkie procesy życiowe wykazują zależność od światła, poczynając od kiełkowania nasion (nasiona foto- i skotoblastyczne), poprzez rozwój wegetatywny, do rozwoju generatywnego (fotoperiodyczna indukcja kwitnienia) i starzenia się roślin.

Światło wpływa także bardzo silnie na rozmieszczenie roślin na Ziemi. Duże znaczenie ma długość dnia, która zmieniając się ze wzrostem szerokości geograficznej, wpływa na kwitnienie, owocowanie i okres spoczynku. W okolicach równika dzień przez cały rok trwa około 12 godzin. W kierunku biegunów dzień w okresie wegetacyjnym staje się coraz dłuższy, a za kołem polarnym dzień w lecie się nie kończy (białe noce). Przeniesienie drzew przystosowanych do długiego dnia na południe powoduje u nich wcześniejsze zakończenie wzrostu. Przeniesienie drzew pochodzenia południowego, przystosowanych do wzrostu przy krótkich dniach, na północ, gdzie dni są długie, przedłuża okres wzrostu w jesieni. Pędy takich drzew osiągają większą długość, ale nie mogą dostatecznie zdrewnieć i łatwo ulegają zmarznięciu. Ogólnie drzewa naszej strefy rosną intensywniej i mają przedłużony okres wegetacji w warunkach długiego fotoperiodu.

Światło słoneczne dociera do drzew w postaci promieniowania całkowitego o różnym natężeniu (intensywności), zależnie od szerokości geograficznej, wzniesienia nad poziom morza, pory roku i dnia oraz zachmurzenia. Minimum natężenia niezbędne do tego, aby fotosynteza drzew równoważyła oddychanie, wynosi 1–5% pełnego światła słonecznego. Ogólnie stwierdzić można,

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

że intensywność fotosyntezy u drzew zmniejsza się przy przekroczeniu 50% pełnego natężenia światła oraz że najintensywniejszą fotosyntezą odznaczają się drzewa światłolubne przy pełnym oświetleniu słonecznym, a drzewa cieniolubne przy oświetleniu umiarkowanym. Słabe oświetlenie może być do pewnego stopnia zrównoważone długim czasem oświetlenia. Tym tłumaczy się stosunkowo dużą wydajność lasów północnych.

W lesie można zauważyć, że ze wzrostem natężenia światła zwiększa się zagęszczenie runa oraz liczba gatunków roślin. Zależnie od kierunku padania promieni słonecznych na drzewa wyróżnia się światło górne i światło boczne. Światło górne pada na sklepienie koron bądź na powierzchnię zrębu zupełnego. Światło boczne pada przeważnie ukośnie z góry z otwartej przestrzeni na odkrytą ścianę drzewostanu. Te dwa rodzaje światła mają duże znaczenie dla techniki odnowienia lasu. Rębnia zupełna i częściowa wykorzystują głównie światło górne, natomiast rębnia brzegowo-smugowa wykorzystuje światło boczne na brzegach drzewostanu.

Drzewa leśne różnią się znacznie pomiędzy sobą wymaganiami świetlnymi. Wyróżnić można drzewa światłożądne, cienioznośne i cieniolubne. Drzewa **światłożądne** (światłolubne) to: modrzew, brzoza brodawkowata, topole, sosna zwyczajna, olsza szara, robinia akacjowa. Drzewa **cienioznośne** (półcieniste) to: dąb szypułkowy, wiąz górski, limba, olsza czarna, jesion, osika, brzoza omszona, grab, świerk, jedlica zielona, lipa drobnolistna, klon zwyczajny, jawor, dąb bezszypułkowy, dąb czerwony, sosna wejmutka. Drzewa **cieniolubne** (cieniste) to: jodła, buk, cis.

W związku ze zdolnością znoszenia ocienienia występują różnice w gęstości ulistnienia koron drzew i w zwarciu drzewostanu. Większe zapotrzebowanie na światło drzew światłożądnych przejawia się w ich rzadszym ulistnieniu w stosunku do gęstszych koron drzew cieniolubnych i w silniejszym przerzedzaniu się drzewostanu z wiekiem.

Światło ma także silny wpływ na pokrój drzew. U tego samego gatunku kształt, grubość i długość strzały zależą w dużej mierze od oświetlenia. Różnice między typowymi kształtami drzew rosnących w zwarciu i na przestrzeni otwartej powodowane są różnym w tych warunkach natężeniem światła. Drzewa stojące pojedynczo mają do dyspozycji zarówno światło górne, jak i boczne. Wykształcają więc szeroką, wielką i nisko osadzoną koronę, ich wzrost na wysokość jest wolniejszy, a dolna część strzały znacznie grubsza niż górna.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Drzewa rosnące w zwarciu są oświetlone znacznie słabiej, mają wierzchołki skierowane ku światłu górnemu, stają się długie i smukłe, a ich korony są wysoko osadzone i stosunkowo nieduże. W zwarciu niżej położone gałęzie obumierają wskutek niedostatecznego dostępu światła, słabiej asymilują, gorzej są odżywiane, tworzą coraz węższe słoje przyrostu rocznego i w końcu powoli umierają, usychają i odpadają. Ogólnie można stwierdzić, że w miarę zwiększania się zwarcia, a tym samym bocznego ocienienia, długość i wielkość koron się zmniejsza, grubość drzew maleje, strzały stają się pełniejsze i lepiej oczyszczone z gałęzi.

Natężenie światła w lesie można regulować za pomocą cięć. Czyszczenie, trzebieże, cięcia prześwietleniowe i odnowieniowe mają, między innymi, na celu dopuszczenie odpowiedniej ilości światła do koron drzew i dna lasu, do stworzenia w lesie takich warunków, ażeby to fotosynteza, a potem przyrost masy drzewnej i produkcja nasion były możliwie największe, by mógł nastąpić obsiew, a później dobry rozwój nalotu.

- **Ciepło i temperatura**

Źródłem ciepła jest promieniowanie słoneczne, szczególnie podczerwone, które ogrzewa Ziemię i struktury znajdujące się na jej powierzchni. Warstwy nagrzewane wypromieniowują następnie ciepło do otoczenia. Promieniowanie cieplne, które jest wynikiem przekształcenia energii promienistej słońca w energię cieplną, podlega takim samym prawom jak promieniowanie słoneczne, jest więc przez atmosferę i glebę przepuszczane, pochłaniane i odbijane. Ogrzewanie się Ziemi i przedmiotów znajdujących się na jej powierzchni oraz wypromieniowywanie przez nie ciepła powoduje powstanie układu warstwowego ciepłoty powietrza. Im wyżej nad Ziemią, tym temperatura jest niższa. Przeciętnie co 100 metrów temperatura spada o 0,6°C. W układzie cieplnym na kuli ziemskiej olbrzymią rolę odgrywa atmosfera. Otacza ona Ziemię i powoduje złagodzenie różnic między najwyższą i najniższą temperaturą. Gdyby nie istniała warstwa atmosfery, występowałyby ogromne kontrasty między temperaturą dnia i nocy, wynoszące ponad 100°C.

Przebieg roczny temperatury oraz zmienność dobowa zależą głównie od kąta padania promieni słonecznych oraz składu widma słonecznego docierającego do powierzchni Ziemi. Najwyższe temperatury przypadają w ciągu

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

doby w południe (około godziny 14), najniższe bezpośrednio przed świtem. Amplituda dobowa i roczna temperatury odgrywają dużą rolę w rozmieszczeniu roślinności. Wymagania cieplne roślin kształtują się bardzo różnorodnie. Rośliny tropikalne wymagają do swych procesów życiowych wysokich temperatur i giną przy temperaturze zbliżonej do 0°C, rośliny arktyczne znoszą temperatury nawet kilkadziesiąt stopni poniżej 0°C. Fotosynteza przebiega najkorzystniej w granicach od 20 do 30°C, ale wiele roślin może asymilować nawet w zimę (np. sosna) bądź w temperaturach powyżej 35°C (np. kukurydza).

Generalnie wszystkie procesy życiowe roślin odbywają się w określonych warunkach termicznych, pomiędzy temperaturą minimalną i maksymalną, po przekroczeniu których procesy życiowe ustają. Dlatego roczna i dobowa amplituda temperatury ma duży wpływ na rozmieszczenie gatunków w różnych rejonach klimatycznych. Strefowy układ temperatur na kuli ziemskiej, od równika do biegunów, jest jednym z głównych czynników powodujących strefowe występowanie różnych typów szaty roślinnej – od tropikalnej dżungli, przez podzwrotnikowe sawanny i pustynie oraz stepy i lasy strefy umiarkowanej, aż do polarnej tundry.

Ze względu na zróżnicowane wymagania termiczne, rośliny można podzielić na kriofity, mezofity i termofity. **Kriofity** mają optimum termiczne dla wzrostu i rozwoju poniżej 20°C, **mezotermofity** najlepiej rozwijają się w granicach od 20 do 40°C, natomiast **termofity** preferują temperatury wysokie, przekraczające niejednokrotnie 40°C.

Temperatura powietrza odgrywa też podstawową rolę w regulacji procesów metabolicznych u roślin. Niska temperatura wpływa indukcyjnie na wejście drzew w stan spoczynku, ale także na wernalizacyjne kwitnienie niektórych roślin. Wysoka temperatura powoduje zwiększenie intensywności oddychania, ale także transpiracji, co prowadzić może do odwodnienia roślin.

Ważne znaczenie dla funkcjonowania drzew mają temperatury minimalne i maksymalne. Wpływ temperatur **minimalnych** na drzewa zależy od tego, czy występują one w czasie spoczynku zimowego, czy w okresie wegetacyjnym. Zimowe minima nie mają istotnego znaczenia i drzewa znoszą je na ogół dobrze. I tak świerk, modrzew, brzoza czy wierzba, rosnące w klimacie kontynentalnym, wytrzymują we wschodniej Syberii temperatury zimowe dochodzące do –60°C. Dla drzew środkowej Europy zimowe mrozy do około –30°C nie stanowią dużego zagrożenia. Podczas bardzo surowych zim powstają

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

nieraz szkody w lasach, spowodowane jednak głównie wysuszającymi, silnymi wiatrami wschodnimi.

Temperatury **maksymalne** mają dla drzew w klimacie umiarkowanym niewielkie znaczenie. Rzadko przekraczają one 35°C i nie są dla drzew szkodliwe. Dopiero przy bardzo intensywnym, bezpośrednim nagrzaniu powyżej 45°C u pewnych drzew o cienkiej korze (buk, jodła) powstają szkody w postaci zgorzeli. Uszkodzenia, które obserwuje się niekiedy podczas gorących lat na drzewach młodszych i starszych, są raczej następstwem niedostatku opadów aniżeli skutkiem wysokiej temperatury.

W każdym drzewostanie temperatura powietrza kształtuje się głównie pod wpływem pułapu koron, będącego w lesie górną powierzchnią czynną. Pochłania ona w dzień promienie słoneczne, a w nocy oddaje ciepło warstwom powietrza ponad nią. Wskutek odgraniczenia przez pułap mas powietrza znajdujących się nad drzewostanem i w jego wnętrzu, zmiany meteorologiczne przejawiają się najpierw nad koronami drzew. Wnętrze lasu bierze udział w tych zmianach, ale zaznaczają się one tutaj słabiej i z opóźnieniem. Dobowy przebieg temperatur kształtuje się pod wpływem promieniowania słonecznego w trakcie fazy jasnej (dnia), a następnie wypromieniowania Ziemi, trwającego całą dobę i wymiany ciepła między atmosferą a podłożem.

Całe ciepło drzew pochodzi bezpośrednio albo pośrednio od Słońca. Z powodu ciągłej zmienności temperatury powietrza i słabego przewodnictwa cieplnego drewna, temperatury drzew i ich otoczenia są rzadko jednakowe. Głębsze tkanki są we dnie chłodniejsze niż powietrze, nocami cieplejsze, ale cienkie i wystawione na promieniowanie Słońca tkanki, jak tkanki liści bądź zewnętrzne tkanki gałęzi, mogą być w dzień cieplejsze, w nocy zaś chłodniejsze niż otaczające powietrze.

Ciepło jest, obok wody i gleby, najważniejszym czynnikiem determinującym geograficzne rozmieszczenie roślin. Powoduje powstawanie różnych klimatycznych obszarów wegetacji, wyznacza granice lasu oraz poziome i pionowe rozmieszczenie drzew leśnych.

Temperatura jest czynnikiem warunkującym wszystkie procesy życiowe roślin: fotosyntezę, oddychanie, transpirację, wzrost i rozwój. Duży niedobór lub nadmiar ciepła powoduje niejednokrotnie nieodwracalne zaburzenia funkcji życiowych. Także zjawiska fitofenologiczne, a więc rytmika sezonowa życia i rozwoju roślin, zależą od rocznych zmian temperatury powietrza.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Woda

Woda wywiera decydujący wpływ na wszystkie czynności życiowe roślin. Jest środowiskiem reakcji metabolicznych oraz pośrednikiem w pobieraniu i transporcie substancji pokarmowych. Jej niedostatek powoduje więdnięcie i obumieranie roślin. Rozmieszczenie roślinności na kuli ziemskiej jest zależne od wody także w obrębie stref wegetacyjnych wyznaczonych przez różną temperaturę. Pustynie i lasy tropikalne mają podobne średnie temperatury, ale obecność wody decyduje o rozwoju roślin. Zbiorniki wodne obejmują prawie ¾ powierzchni kuli ziemskiej. Są to zbiorniki wody słonej (oceany, morza) i słodkiej (jeziora, rzeki).

Zapotrzebowanie wodne roślin lądowych pokrywa głównie woda opadowa (deszcz, śnieg, grad) znajdująca się w glebie oraz wody głębinowe. Wielkość opadów w różnych miejscach kuli ziemskiej jest różna. W Kamerunie i Assamie roczna ilość opadów przekracza 10 metrów (10 tys. mm), natomiast na obszarze Sahary nie przekracza 100 mm, czyli jest to $\frac{1}{100}$ tamtych wartości. Najkorzystniejszą postacią opadu jest deszcz. Śnieg natomiast ochładza powietrze, przerywa i skraca okres wegetacji oraz utrudnia dostęp powietrza do gleby. Jest jednak także źródłem wody przy topnieniu oraz chroni rośliny przed wymarzaniem.

Woda stanowi nieraz ponad 90% masy niektórych organów rośliny. Nie jest ona ani pokarmem, ani składnikiem budulcowym. Jest jednak bezwzględnie konieczna dla utrzymania stanu turgoru, który decyduje o kształcie organów oraz możliwości prowadzenia procesów metabolicznych. Roślina nie tylko pobiera wodę z gleby i powietrza, ale także ją wydziela w procesie transpiracji. Transpiracja odgrywa ważną rolę w pobieraniu i transporcie soli mineralnych i utrzymywaniu odpowiedniej ciepłoty rośliny. Transpiracja i bilans wodny roślin są z kolei uzależnione od stopnia nasycenia powietrza parą wodną, czyli od wilgotności powietrza.

Woda ma podstawowe znaczenie dla roślinności leśnej. Zróżnicowanie stosunków wodnych w skali makroklimatycznej prowadzi do zróżnicowania leśnej szaty roślinnej na szereg ekologicznie i fizjologicznie odrębnych formacji, w skali lokalnej zaś odgrywa bardzo istotną rolę w kształtowaniu się odrębności poszczególnych leśnych zbiorowisk roślinnych. Wodę spotyka się w przyrodzie we wszystkich trzech stanach skupienia: gazowym (para wodna), ciekłym (deszcz, mgła, zbiorniki wodne) i stałym (kryształy lodu, śnieg, grad).

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Z jednego stanu w drugi woda przechodzi pod wpływem zmian temperatury, ciśnienia atmosferycznego i innych czynników.

Opady mają istotne znaczenie dla rozmieszczenia roślin na Ziemi, o czym można się łatwo przekonać, porównując przebieg izohiet, czyli linii łączących miejscowości o podobnych opadach, z rozmieszczeniem roślinności. Rozmieszczenie szaty roślinnej na dużych obszarach zależy głównie od dostępności wody oraz temperatury. Dotyczy to formacji leśnej, stepowej i pustynnej, zarówno w strefie tropikalnej, jak i umiarkowanej. Jednak także w obrębie jednolitego pod względem klimatycznym obszaru zróżnicowanie stosunków wodnych w glebie może być przyczyną występowania na małych powierzchniach suchego boru sosnowego obok mokrego lasu łęgowego albo świeżej łąki obok wrzosowiska. Zależność niektórych granic zasięgów drzew leśnych od stosunków wodnych w wielu przypadkach jest bardzo wyraźna, np. rozmieszczenie świerka lub jodły.

Opady roczne w środkowej Europie wahają się między 400 a 2000 mm, zależnie od położenia poziomego i pionowego. Opady w ilości 650–800 mm odpowiadają przeciętnym wymogom dla wzrostu lasu w środkowej Europie. Na wzrost lasu wpływają głównie deszcze wiosenne i letnie. Długość pędów oraz szerokość słojów rocznych drzew zależą przeważnie od ilości opadów. Bardzo niebezpieczne są natomiast posuchy lipcowe i sierpniowe, ujemnie wpływają na przyrost masy drzewnej.

Wyróżnić można kilka grup (typów) roślin, biorąc pod uwagę ich wymagania wodne:

1. **Kserofity –** rośliny miejsc suchych, suchorośla. Rośliny takie wykazują cały szereg przystosowań kseromorficznych: zredukowane liście oraz gruby nabłonek często pokryty kutnerem, który chroni przed nagrzaniem i wysuszającymi wiatrami. Kserofity mają silnie rozwiniętą tkankę mechaniczną (sklerenchymę), sztywne liście o małej powierzchni z grubą kutikulą i głęboko umiejscowionymi szparkami. Rośliny takie mają także silnie rozgałęziony system korzeniowy. Masa korzeniowa jest często większa niż masa pędów nadziemnych. Przystosowania kseromorficzne służą obniżeniu transpiracji, wysoki potencjał osmotyczny ich komórek (50–60 atm.) pozwala na pobieranie wody nawet ze stężonych roztworów glebowych. Kserofity pobierają zatem dużo wody i mają możliwości jej przetrzymywania.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

2. **Higrofity** – rośliny miejsc wilgotnych i cienistych. Mają duże liście z cienką kutikulą i szparkami po obu stronach blaszki liściowej oraz słaby system korzeniowy. Potrzebują stale dużej ilości wody i transpirują bardzo silnie (potencjał osmotyczny 8–12 atm.). Więdną szybko po utracie wody.
3. **Mezofity** – rośliny siedlisk średnio- i zmiennowilgotnych, jak pola uprawne, łąki i lasy. Mają liście średniej wielkości z dobrze rozwiniętą tkanką przewodzącą i szparkami na dolnej stronie. Są to rośliny mocno ukorzenione o średnim ciśnieniu osmotycznym (20–25 atm.).

Nasze drzewa leśne są mezo- i higrofitami, wyjątkowo kserofitami (np. sosna). Na ogół drzewa liściaste mają cechy zbliżone do higrofitów, iglaste do kserofitów. O zaklasyfikowaniu do wyżej wymienionych typów ekologicznych decydują: pokrój, forma liści i system korzeniowy.

Jeśli chodzi o wymagania drzew leśnych w stosunku do wilgotności powietrza to wyróżnić można drzewa:

1) o dużych wymaganiach – jodła, świerk, jesion,
2) o średnich wymaganiach – buk, jawor, modrzew, klon zwyczajny, jedlica,
3) o małych wymaganiach – pozostałe rodzaje drzew.

Drzewostany leśne odgrywają ogromną rolę w bilansie wodnym obszarów, na których występują. Polega ona na zmniejszeniu powierzchniowego, wiosennego spływu wód i na zapobieganiu wymywania gleby. Dzięki temu zapewnione jest zachowanie w glebie wód gruntowych i stałe zasilanie nimi źródeł i rzek.

Powietrze

Dla funkcjonowania roślin istotny jest skład chemiczny oraz ruchy powietrza. Szczególną rolę odgrywa dwutlenek węgla, którego ilość w powietrzu jest stosunkowo nieduża (w 1 m^3 znajduje się 0,57 g CO_2, tzn. 0,03%). Tymczasem około 50% suchej masy rośliny stanowi węgiel (C) pochłonięty przez rośliny z powietrza pod postacią CO_2. Jego źródłem w przyrodzie są wybuchy wulkanów, solfatary, procesy oddechowe wszystkich żywych organizmów oraz procesy spalania drzewa, węgla kamiennego itp. Dwutlenek węgla jest rozmieszczony na kuli ziemskiej dość regularnie, dzięki ruchom powietrza.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Nieduża ilość dwutlenku węgla w powietrzu jest jednak wystarczająca dla dobrego funkcjonowania fotosyntezy u roślin autotroficznych. Dwa inne ważne dla roślin pierwiastki występujące w atmosferze to tlen i azot, których ilość w powietrzu jest bardzo duża (N–78%, O–21%). Zbyt małe ilości tlenu mogą wystąpić tylko w wodzie lub w zbyt wilgotnej glebie.

Tlen i dwutlenek węgla są niezbędne dla wszystkich procesów życiowych. Ponieważ CO_2 jest zużywany w procesie fotosyntezy, musi on być stale uzupełniany drogą oddychania wszystkich organizmów żywych oraz tzw. oddychania gleby. W tym procesie decydującą rolę odgrywają korzenie roślin oraz organizmy glebowe, czyli mikroorganizmy, które w glebie mineralizują resztki roślin i zwierząt, wydzielając przy tym CO_2 do atmosfery. W lesie największe znaczenie mają żyjące w glebie bakterie i grzyby, czynne przy rozkładzie ściółki. Gleba bogata w te organizmy, a zatem intensywnie oddychająca, jest glebą biologicznie czynną. Powietrze glebowe zawiera wielokrotnie więcej (około 0,3%) CO_2 niż atmosfera nadziemna.

Mimo bardzo niewielkiej ilości CO_2 w atmosferze, ma on olbrzymie znaczenie dla całej produkcji roślinnej. Stanowi podstawę całego odżywiania się roślin węglem. Suche drewno zawiera około 50%, a suche liście około 40% węgla. Jeden hektar lasu asymiluje rocznie około 3,6 tys. kg węgla, do czego potrzeba około 16 mln m^3 powietrza. Aby wyprodukować 1 m^3 masy drewna i liści, drzewostan musi przerobić około 820 m^3 CO_2.

W powietrzu występują także substancje szkodliwe w postaci dymów, gazów, sadzy, popiołu lotnego i pyłów (węglowych, cementowych, wapiennych) o najróżniejszym składzie (dwutlenek siarki, azotu i inne). Powstają one głównie w trakcie procesów produkcyjnych przy spalaniu węgla, podczas pracy silników spalinowych, produkcji nawozów azotowych itp. Do szczególnie toksycznych substancji należą związki siarki i azotu zatruwające m.in. glebę i wodę.

Gazy, sadza i pył szkodzą roślinom w sposób mechaniczny i chemiczny. W pierwszym przypadku sadza i pył, osadzając się na liściach, zatykają szparki i hamują fotosyntezę, transpirację i oddychanie. Zniszczenia chemiczne wywołują tlenki azotu i dwutlenek siarki, powodując uszkodzenia tkanek, osłabienie metabolizmu, zmniejszenie przyrostu drzew i ich powolne zamieranie. Dwutlenek siarki i różne kwasy, łącząc się z wodą opadową w postaci tzw. kwaśnych deszczy, działają toksycznie na drzewostany leśne. Drzewa i drzewostany ulegają ostrym i chronicznym schorzeniom.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Poszczególne gatunki drzew leśnych wykazują różny stopień wrażliwości na trujące substancje w powietrzu i dzielą się na drzewa:

1) bardzo wrażliwe – jodła pospolita, świerk pospolity, sosna zwyczajna, lipa szerokolistna;
2) wrażliwe – świerk kłujący, lipa drobnolistna, wiąz, jarząb, jesion amerykański, kasztanowiec;
3) mało wrażliwe – modrzew polski, modrzew europejski, jedlica zielona, jodła kalifornijska, dęby, jawor, klon zwyczajny, jesion wyniosły, olsza czarna, topola czarna;
4) odporne – sosna czarna, sosna wejmutka, brzoza gruczołkowata, osika, olsza szara, klon polny, buk, dąb czerwony, robinia akacjowa, topola berlińska, lipa krymska, lipa srebrzysta.

Dużą rolę w życiu roślin odgrywa wiatr, zwłaszcza w górach, nad morzem, na pustyniach i w obszarach podbiegunowych. Oddziaływanie wiatru może być korzystne lub szkodliwe.

Gleba

Gleba jest to wierzchnia warstwa skorupy ziemskiej, na której żyją rośliny i na którą oddziałują czynniki atmosferyczne. Jest ona wypadkową współdziałania skały macierzystej, klimatu, konfiguracji terenu i czynników biotycznych. Gleba powstaje ze skały macierzystej przez wietrzenie fizykochemiczne i współdziałanie organizmów żywych (bakterie, grzyby) w rozkładzie szczątków, głównie roślinnych, do próchnicy (humusu), która gromadzi mineralne i organiczne składniki pokarmowe.

Życie roślin jest nieodłącznie związane z glebą, która stanowi dla nich podłoże pokarmowe zawierające wodę i substancje odżywcze. Jakość gleby zależy od jej składu chemicznego, struktury fizycznej, uwodnienia, przewiewności, składu biotycznego (bakterie, grzyby, glony) oraz odczynu. Gleby bogate powstają ze skał zasadowych i wapiennych, gleby ubogie – z kwaśnych granitów i piaskowców. Rośliny wymagają gleb o ściśle określonych granicach kwasowości. Grzyby i mszaki preferują gleby kwaśne (pH 4–5), bakterie i rośliny naczyniowe wolą gleby obojętne i słabo zasadowe (pH ~ 7).

Ważnym czynnikiem związanym z glebą jest ukształtowanie topograficzne terenu, ponieważ ma ono duży wpływ na układ warunków klimatycznych,

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

co z kolei oddziałuje na wzrost i rozwój roślin. Na terenie górzystym bądź pagórkowatym zbocza południowe są lepiej naświetlone, cieplejsze i suchsze niż północne, dzięki czemu stwarzają lepsze warunki siedliskowe dla roślin ciepłolubnych i mało wrażliwych na brak wody. Na stromych zboczach występują natomiast lawiny śnieżne i wodna erozja gleby, co niszczy szatę roślinną. Na dnie głębokich dolin i w kotlinach górskich powstają zastoiska chłodnego powietrza i przymrozki, które źle wpływają na rozwój roślinności. Różnorodność ukształtowania terenu prowadzi do powstania lokalnych mikroklimatów, które silnie wpływają na skład gatunkowy zbiorowisk roślinnych.

W zespole czynników składających się na siedlisko leśne rola gleby jest szczególnie ważna. Gleba jest integralnym, wielofunkcyjnym składnikiem wszystkich ekosystemów lądowych i niektórych wodnych, będąc trójfazowym produktem wzajemnego oddziaływania litosfery, hydrosfery, atmosfery i biosfery. W glebie rozwijają się korzenie roślin, z niej rośliny czerpią wodę i składniki pokarmowe, ona stanowi także specyficzne środowisko, w którym żyje istotny składnik każdej biocenozy leśnej – edafon (mikroorganizmy, rośliny i zwierzęta związane z glebą). Gleba jest więc regulatorem składu biocenoz i wpływa na przebieg licznych procesów (np. rozkład materii organicznej) decydujących o funkcjonowaniu ekosystemów leśnych. Na terenach mało urozmaiconych pod względem klimatycznym o zróżnicowaniu siedlisk decydują gleby.

Nad zarastającymi zbiornikami wodnymi często występuje zespół zarośli wierzbowo-kruszynowych (*Salici-Franguletum*). Warstwę krzewów stanowi wierzba szara (łoza), wierzba uszata i wierzba pięciopręcikowa oraz kruszyna pospolita. Zespołem leśnym rozwijającym się na glebach bagiennych utworzonych z torfu jest oles (*Carici elongatae-Alnetum*). Drzewostan buduje olsza czarna oraz roślinność bagienna. Oba zespoły należą do rzędu bagiennych zespołów olszowych (*Alnetalia glutinosae*).

W dolinach rzek i strumieni, na glebach mułowo-torfowych rozwijają się łęgi, np. zespół łęgu olszowego (*Circaeo-Alnetum*), którego drzewostan buduje olsza czarna, a warstwę krzewów trzmielina zwyczajna, głóg, klon jawor i inne. Innym łęgiem jest zespół łęgu jesionowego (*Carici remotae-Fraxinetum*), w którym drzewostan buduje jesion wyniosły i olsza czarna wraz z domieszkami wiązu szypułkowego. Oba zespoły należą do rzędu zespołów lasów łęgowych olszowo-wiązowo-jesionowych i wierzbowo-topolowych (*Populetalia albae*).

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Na żyznych glebach brunatnych występują lasy liściaste. Mogą to być buczyny, np. zespół buczyny pomorskiej (*Melico-Fagetum*). Panującym gatunkiem w drzewostanie jest tu buk zwyczajny. Innym lasem liściastym z drzewostanem wielogatunkowym jest zespół grądu (*Querco-Carpinetum*). W drzewostanie występują dąb szypułkowy, grab zwyczajny, lipa drobnolistna i inne gatunki. Zespoły te należą do rzędu zespołów średnio wilgotnych lasów liściastych (*Fagetalia*).

Gleby suche często porasta zespół świetlistej dąbrowy (*Potentillo albae-Quercetum*) który wchodzi w skład rzędu zespołu lasów i zarośli ciepłolubnych (*Quercetalia pubescentis-sessiliflorae*). W drzewostanie wiodącą rolę odgrywa dąb bezszypułkowy.

Na glebach z występującym procesem bielicowania, o odczynie kwaśnym, może rozwijać się zespół acidofilnego lasu bukowo-dębowego (*Fago-Quercetum petraeae*), który należy do rzędu zespołów kwaśnych dąbrów (*Quercetalia robori-petraeae*). W drzewostanie występują głównie buk i dąb bezszypułkowy.

Na uboższych glebach często wykształca się zespół boru mieszanego sosnowo-dębowego (*Pino-Quercetum*). W drzewostanie występują głównie sosna zwyczajna, dąb bezszypułkowy i rzadziej dąb szypułkowy.

Na ubogich glebach piaszczystych rozwija się zespół boru sosnowego (*Vaccinio myrtilli-Pinetum*). W zależności od warunków ekologicznych wykształca się w różnych odmianach (świeży bór czernicowy, bór brusznicowy, suchy bór wrzosowy i chrobotkowy).

Bory świerkowe występujące w górach i na dolinach są z reguły lasami cienistymi. Zespoły borów sosnowych, a także zespoły borów świerkowych należą do rzędu zespołów borów szpilkowych i mieszanych (*Vaccinio-Piceetalia*).

Czynniki biotyczne

Bardzo duży wpływ na życie drzew wywierają także czynniki biotyczne, czyli oddziaływanie innych roślin, mikroorganizmów, grzybów oraz zwierząt, zarówno w sposób bezpośredni, jak i pośredni – przez przekształcanie siedliska. Żyjące obok siebie organizmy nie są dla siebie obojętne. Konkurują o przestrzeń życiową, światło, substancje odżywcze oraz inne zasoby środowiska. Wydzielają także różne substancje, i do atmosfery, i do podłoża, które w różnym stopniu, pozytywnie lub negatywnie, oddziałują na inne organizmy. Wpływ

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

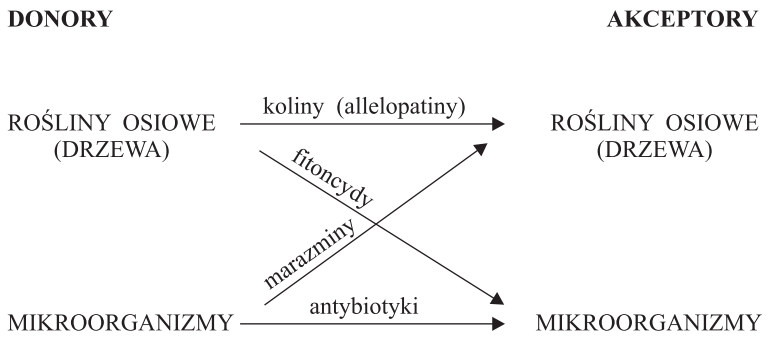
jednych organizmów na drugie (allelopatia) może być pośredni (przez zmianę warunków siedliskowych) bądź bezpośredni, jeżeli ich wzajemne położenie jest stosunkowo bliskie.

Przy ogromnej liczbie gatunków żyjących na Ziemi wzajemne kontakty pomiędzy nimi doprowadziły do wykształcenia się bardzo różnych form współżycia. Istnieją różne typy oddziaływań między organizmami, w zależności od stosunków topowych (przekształcania biotopu), troficznych, funkcjonowania ekosystemów czy współzależności między populacjami. Do najczęstszych w zbiorowiskach leśnych należą: allelopatia, symbioza i pasożytnictwo.

Allelopatia jest to wzajemne oddziaływanie chemiczne, zarówno pozytywne, jak i negatywne, pomiędzy roślinami, pomiędzy roślinami i mikroorganizmami oraz pomiędzy roślinami i zwierzętami. Istota oddziaływań allelopatycznych polega na wydzielaniu do środowiska przez rośliny (donory) substancji chemicznych, które modyfikują procesy wzrostu i rozwoju innych roślin (akceptory). Modyfikacja ta może mieć zarówno charakter hamujący, jak i stymulacyjny. Efekty hamujące są dużo lepiej poznane. Wydzielane przez rośliny i mikroorganizmy substancje allelopatyczne sklasyfikowano jako **koliny** (allelopatiny) (oddziaływujące między roślinami osiowymi), **fitoncydy** (rośliny osiowe–mikroorganizmy), **marazminy** (mikroorganizmy–rośliny osiowe) oraz **antybiotyki** (mikroorganizmy–mikroorganizmy) (rys. 190). Związkami allelopatycznymi są głównie metabolity wtórne, takie jak związki fenolowe (fenole, flawonoidy, chinony, kumaryny), terpenoidy (mono-seskwi-di-,tri-terpeny), alkaloidy, glikozydy oraz inne. Związki te wydzielane są przez rośliny do środowiska w sposób bierny (ulatnianie lub ekstrakcja wodą) bądź aktywny jako eksudaty korzeniowe. Związki allelopatyczne syntetyzowane są głównie w liściach i łodygach, w mniejszych ilościach w korzeniach i innych organach. Synteza związków allelopatycznych jest stymulowana przez działanie czynników stresowych, zarówno abiotycznych, jak i biotycznych. Najwięcej substancji allelopatycznych pochodzi z obumarłych szczątków roślin, które w glebie stają się produktami metabolizmu mikroorganizmów rozkładających (saprotroficznych).

Symbioza (mutualizm) jest to przynoszące korzyści współżycie różnych organizmów. Warunkiem zawiązania symbiozy jest zgodność metaboliczna i uzupełnianie się partnerów. Najbardziej znanymi przykładami symbioz w lesie są: mikoryzy oraz porosty (symbioza glonu i grzyba).

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 190. Oddziaływanie allelopatyczne między różnymi organizmami

Mikoryza jest to współżycie drzewa z grzybem. Jest to zjawisko bardzo powszechne i występuje u wielu roślin, także zielnych, w różnych warunkach środowiskowych. Najczęściej spotykana jest symbioza grzyba z korzeniem drzewa, jednak znane są także mikoryzy z innymi organami roślin. Wyróżnić można mikoryzę ekto- i endotroficzną. **Mikoryza ektotroficzna** polega na otoczeniu korzenia mufką grzybni, a strzępki jej wnikają tylko do komórek zewnętrznej części korzenia. Mufka połączona jest z grzybnią żyjącą w glebie w sąsiedztwie korzeni. W **mikoryzie endotroficznej** strzępki grzyba wnikają do wnętrza komórek korzenia, przeplatając warstwę kory pierwotnej. Korzenie z mikoryzą zewnętrzną – ektomikoryzą, nie wytwarzają czapeczki ani włośników, których rolę pełnią strzępki grzyba, przewyższając powierzchnię włośników i znacznie lepiej zaopatrując roślinę wyższą w wodę. Grzyby mikoryzowe pobierają dla rośliny także azotowe, fosforowe i potasowe związki próchniczne. Roślina przekazuje natomiast grzybowi fotoasymilaty. Ustala się zatem stan równowagi dynamicznej i każdy z partnerów tej symbiozy otrzymuje potrzebne mu związki pokarmowe, a niejednokrotnie i hormonalne. Grzyby są bowiem producentami wielu substancji, w tym również takich jak auksyny i gibereliny i inne, które spełniają rolę hormonalną u roślin naczyniowych.

Mikoryza zewnętrzna rozpowszechniona jest przede wszystkim u większości drzew leśnych, jak sosna, świerk, dąb, brzoza, które do normalnego rozwoju potrzebują obecności w glebie grzybów mikoryzowych. Grzyby tworzące mikoryzę to głównie podstawczaki z rodzajów: *Amanita*, *Boletus*, *Cantharellus*, *Cortinarius*, *Corticium*, *Lactarius*, *Tricholoma* i inne. Niektóre grzyby wykazują

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

specjalizację, ograniczając się do określonych drzew. I tak np. *Amanita muscaria* tworzy mikoryzę z sosną, świerkiem, modrzewiem i brzozą, zaś *Suillus grevillei* związany jest wyłącznie z modrzewiem. Modrzew wytwarza często także mikoryzę z *Boletus cavipes* i *Boletus viscidus*. Brzoza tworzy mikoryzę z *Leccinum scabrum*, osika zaś z *Leccinum aurantiacum*.

Mikoryza wewnętrzna – endomikoryza, występuje pospolicie u większości roślin zielnych.

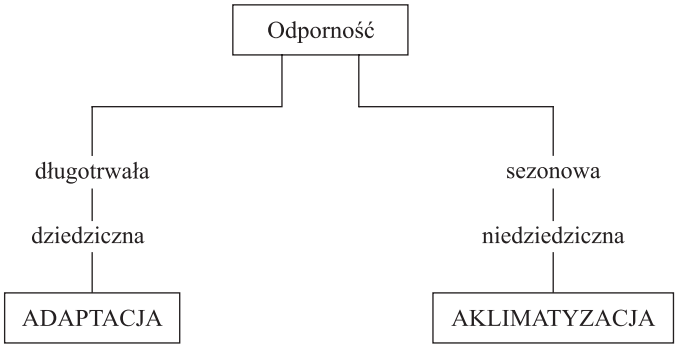
Pasożytnictwo jest to forma współżycia, w której jeden z partnerów (pasożyt) odnosi widoczne korzyści z drugiego (gospodarza). Proces taki doprowadzić może do śmierci gospodarza. Chodzi nie tylko o pobieranie substancji pokarmowych od drugiego partnera, ale także o wydzielanie przez pasożyta toksycznych dla gospodarza metabolitów. Wyróżnić można pasożyty zewnętrzne (ektopasożyty), wewnętrzne (endopasożyty), pasożyty bezwzględne (obligatoryjne) i względne (fakultatywne). Pasożytami drzew mogą być grzyby, niektóre glony oraz rośliny pasożytnicze (np. kanianka, łuskiewnik, jemioła).

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Rozdział 8 | *Fizjologia stresu*

Optymalne wartości czynników środowiskowych zapewniają dobry przebieg procesów wzrostu i rozwoju roślin, wystąpienie poszczególnych faz rozwojowych oraz wysoką produktywność drzew. Jeżeli jednak parametry środowiskowe odbiegają od normy, następują zakłócenia w funkcjonowaniu roślin, powstają uszkodzenia struktur i zaburzenia metabolizmu, co w krańcowych przypadkach prowadzi do obumierania tkanek, organów lub śmierci całej rośliny. Możliwość życia roślin w warunkach określonego środowiska zależy od stopnia ich dostosowania do tych warunków. U roślin zachodzą zatem procesy adaptacji i aklimatyzacji (rys. 191)



Rys. 191. Dostosowanie się roślin do życia w różnych warunkach środowiska

Adaptacja jest to zdolność organizmu żywego do przystosowania się do zmiennych warunków środowiskowych, co zwiększa jego szanse na przeżycie i reprodukcję. Ogromna różnorodność żywych form na Ziemi (kilka milionów gatunków), jak również ich obecność we wszystkich typach siedlisk świadczą o tym, że żywe organizmy są morfologicznie i fizjologicznie przystosowane do swoich środowisk. Adaptacja jest zjawiskiem rozciągniętym w czasie i obejmuje wiele pokoleń roślin, może jednak zaistnieć także w czasie jednego cyklu życiowego organizmu, nosząc wtedy nazwę **aklimatyzacji**.

Adaptacja anatomiczna i morfologiczna do zmiennych czynników środowiska polega na przystosowaniu struktury rośliny do przeżycia w określonych warunkach siedliskowych.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Adaptacja fizjologiczna i biochemiczna zachodzi na kilku poziomach: genetycznym – w wyniku zmiany w ekspresji genów, enzymatycznym – na skutek zmiany aktywności i powstawania izoenzymów, oraz hormonalnym – dzięki regulacji określonych procesów morfogenetycznych. I tak np. rośliny odporne na suszę lub narażone na deficyt wody wytwarzają więcej kwasu abscysynowego, który reguluje zamykanie aparatów szparkowych. Odporność na niskie temperatury wiąże się z kolei ze wzrostem zawartości nienasyconych kwasów tłuszczowych w lipidach błonowych, co zwiększa płynność błon przy obniżeniu temperatury.

Adaptacja roślin do trudnych warunków siedliskowych następuje w toku zmian ewolucyjnych, może być jednak także wynikiem zabiegów hodowlanych bądź celowych manipulacji genetycznych. Tego typu przystosowania podlegają dziedziczeniu.

Aklimatyzacja dotyczy sezonowego dostosowania się roślin do niekorzystnych warunków. Zwana jest także hartowaniem roślin. Polega na niedziedziczonych zmianach struktury i funkcji, które ograniczają ujemne skutki trudnych warunków środowiskowych. Rośliny hartowane są w stanie przeżyć znacznie bardziej niekorzystne warunki aniżeli rośliny niehartowane.

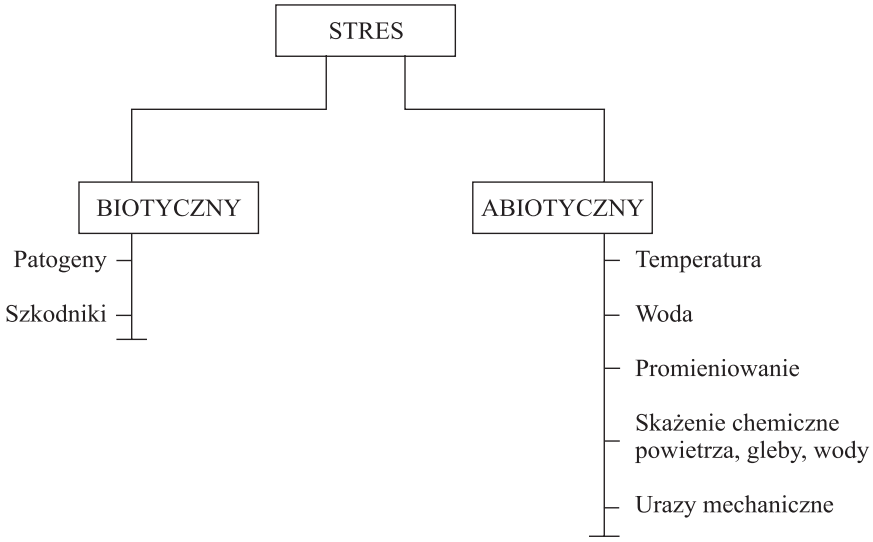
8.1. Odporność roślin na stresy

Drzewa, żyjąc w różnych biocenozach leśnych, są narażone na oddziaływanie rozmaitych czynników środowiskowych, zarówno abiotycznych, jak i biotycznych. Adaptacja doprowadziła do wytworzenia w roślinach wielu przystosowań anatomiczno-morfologicznych i fizjologiczno-biochemicznych. Jeżeli jednak jakiś czynnik środowiskowy działa z dużą intensywnością i przez długi okres, mechanizmy adaptacyjne przestają wystarczać. Powstaje wtedy sytuacja ekstremalna, powodująca zaburzenia w przebiegu procesów życiowych, nazywana stresem. **Stres** jest to więc specyficzny stan rośliny wywołany przez określony **czynnik stresowy** (stresor), który wywołuje **reakcję stresową**, zmierzającą do uruchomienia reakcji obronnych i innych (alternatywnych) dróg metabolicznych oraz regeneracji uszkodzeń.

Stresem jest więc pewien specyficzny stan „napięcia" w organizmie, ponieważ wskutek działania niesprzyjających czynników środowiskowych następuje w nim zaburzenie metabolizmu i rozwoju. Czynnikami stresowymi

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

mogą być bodźce fizyczne (brak lub nadmiar obecności wody, wysoka bądź niska temperatura, nieodpowiednia ilość i jakość promieniowania, wiatr, pole magnetyczne, pole elektryczne), czynniki chemiczne (nadmiar lub deficyt składników mineralnych, zasolenie gleby, zanieczyszczenia atmosferyczne, środki chwastobójcze, owadobójcze, pestycydy). Stres może być też wywołany atakiem patogenów, chorobotwórczych grzybów, bakterii, wirusów lub zwierząt żerujących na roślinach (rys. 192).



Rys. 192. Czynniki stresowe

Rośliny mają mechanizmy obronne przed działaniem czynników stresowych. Odporność na stres może być konstytutywna bądź indukowana.

Odporność **konstytutywna** polega na obecności w roślinie cech chroniących ją przed niekorzystnymi wpływami środowiska. Przed skutkami suszy chroni budowa kseromorficzna. Przed niekorzystnymi porami roku (suszą, zimnem) chronią odpowiednie zaprogramowane cykle rozwojowe. Przed inwazją patogenów, owadów i zwierząt roślinożernych chroni roślinę obecność w jej tkankach substancji antybiotycznych (fenoli, glikozydów, alkaloidów, terpenów itp.). Obroną przed zwierzętami roślinożernymi mogą być też cechy morfologiczne, jak obecność kolców, cierni itp.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Odporność **indukowana** są to cechy rośliny pojawiające się w odpowiedzi na czynnik stresowy. W uruchamianiu systemu obronnego, zapoczątkowaniu reakcji rośliny na stres, biorą udział hormony roślinne (kwas abscysynowy, jasmoniany, etylen) oraz inne niskocząsteczkowe substancje sygnałowe (np. kwas salicylowy). Dochodzi do zmiany ekspresji szeregu genów i pojawienia się w komórkach roślinnych systeminy oraz nowych białek, tzw. białek stresowych, których skład, przynajmniej częściowo, jest podobny w różnych rodzajach stresów.

Jeśli stres nie jest zbyt silny i długotrwały, wtedy w roślinie wzrasta odporność na działanie danego czynnika stresowego, następuje zatem „hartowanie" rośliny, które wywołuje aklimatyzację. Jeśli natomiast stres jest silny i długotrwały, mechanizmy obronne mogą być niewystarczające, prowadzić to może do śmierci rośliny.

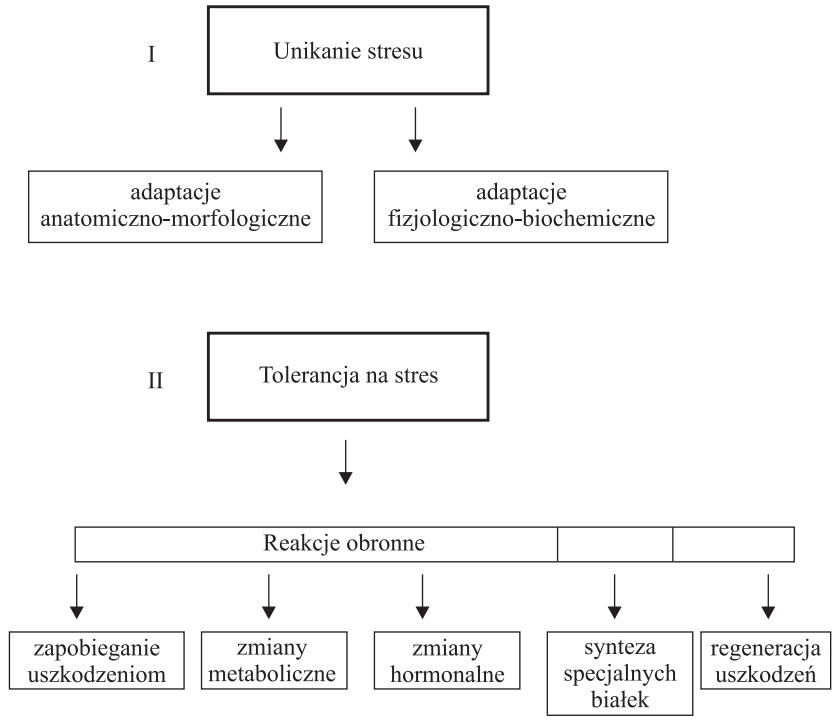
Rośliny, generalnie rzecz biorąc, wypracowały dwie strategie odporności na stres. Jest to strategia unikania czy pomniejszania stresu oraz strategia tolerancji na stres (rys. 193).

Unikanie stresu polega na wytworzeniu określonych przystosowań morfologiczno-anatomicznych i fizjologiczno-biochemicznych, także rozwojowych, które powodują łagodny przebieg i opóźnienie niekorzystnego działania stresu. Wytworzenie organów podziemnych, łusek, korowiny i korka, wosku itp., dopasowanie cykli rozwojowych do warunków stresowych, powodują częściową przynajmniej „ucieczkę" od groźnych sytuacji stresowych.

Tolerancja na stres polega na uruchomieniu przez roślinę skutecznych mechanizmów obronnych, które albo zapobiegają skutkom działania stresu, albo umożliwiają przetrwanie rośliny pomimo trwających warunków ekstremalnych. Wytrzymałość roślin na stres zależy od genetycznie uwarunkowanej tolerancji (odporności) oraz od natężenia i czasu trwania czynników (bodźców) stresowych. Rośliny mające wysoki próg tolerancji charakteryzują się uruchamianiem nowych szlaków metabolicznych, akumulacją niskocząsteczkowych metabolitów, zmianami zawartości hormonów, syntezą specjalnych białek i roślinnymi mechanizmami detoksykacji.

Jeżeli jednak, pomimo uruchomienia wszystkich mechanizmów odpornościowych, dochodzi do długotrwałego zaburzenia równowagi funkcjonalnej organizmu, to roślina wchodzi w stan chorobowy. Zakłócenia przebiegu podstawowych procesów fizjologicznych, jak: pobierania i transportu wody i soli

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 193. Strategie odporności roślin na stres

mineralnych, fotosyntezy, oddychania i morfogenezy, ujawniają się w postaci najprzeróżniejszych zmian chorobowych. Choroby wywołane przez abiotyczne czynniki stresowe nie powodują epidemii, tzn. nie przenoszą się z rośliny na roślinę. Z drugiej strony jednak obejmują zazwyczaj duże areały roślinne (przymrozki, zanieczyszczenia gleb i atmosfery). Choroby wywołane przez czynniki biotyczne rozprzestrzeniają się natomiast wśród roślin na zasadzie patogenezy infekcyjnej. Abiotyczne i biotyczne czynniki stresowe mogą doprowadzić więc do stanu chorobowego, co powoduje osłabienie, utratę wigoru, więdnięcie, chlorozy, nekrozy oraz niejednokrotnie, śmierć rośliny.

Naruszenie właściwego przebiegu podstawowych procesów fizjologicznych rośliny przez niekorzystne czynniki abiotyczne bądź infekcyjne czynniki biologiczne powoduje zatem chorobę rośliny. Choroby wywołane przez czynniki abiotyczne są wynikiem przebywania roślin w skrajnych warunkach temperatury, wilgotności, światła, nadmiaru pobieranych związków chemicz-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

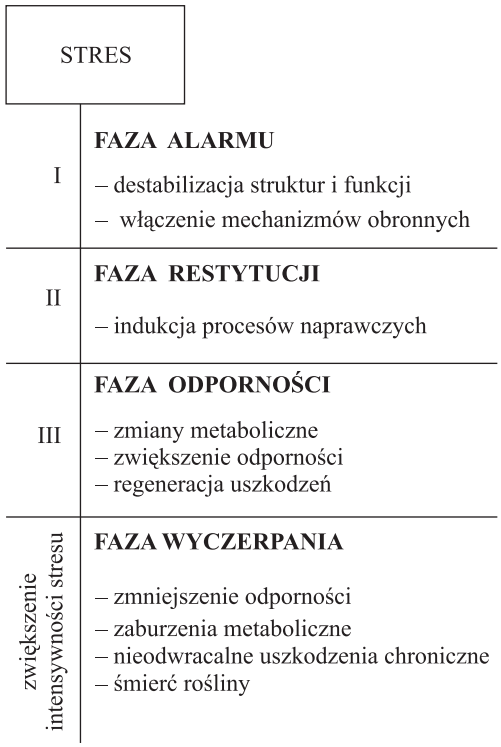
nych lub braku niezbędnych związków odżywczych. Biotyczne czynniki środowiska (wirusy, bakterie, grzyby, organizmy mikoplazmopodobne, nicienie, ślimaki, owady, pajęczaki) mogą także wywoływać stany chorobowe rośliny w wyniku pobierania na własne potrzeby z komórek gospodarza substancji odżywczych, mogą zakłócać metabolizm gospodarza przez wydzielanie toksyn i innych substancji (enzymy, hormony), mogą blokować transport wody, soli mineralnych i asymilatów w ciele rośliny zainfekowanej, mogą wywoływać także w tkankach gospodarza stres oksydacyjny wskutek nadmiaru produkcji reaktywnych form tlenu, które powodują szereg uszkodzeń strukturalnych i funkcjonalnych w komórkach gospodarza.

Każda roślina w rozwoju ewolucyjnym przystosowuje się do napotykanych czynników środowiskowych. Dotyczy to głównie zakresu wahań temperatury, różnych warunków fotoperiodycznych, stosunków wodnych, zanieczyszczeń gleby i atmosfery, ale także działania czynników biotycznych. Regularnie powtarzające się sezonowe wahania w poziomie niektórych czynników środowiska doprowadzają u roślin do wykształcenia się specyficznych przystosowań. Pojawiające się nieregularnie niekorzystne warunki zaburzają normalną rytmikę rozwoju roślin. Rośliny uruchamiają wtedy strategie obronne, które dotyczą utrzymania korzystnego bilansu energetycznego, zahamowania wzrostu i zabezpieczenia podstawowych struktur komórkowych na poziomie molekularnym (kwasy nukleinowe, białka i inne) i poziomie komórkowym (błony, w których zlokalizowane są receptory bodźców świetlnych i hormonalnych). Zabezpieczenie tych struktur warunkuje funkcjonowanie całego organizmu.

Czynnik stresowy, działając na roślinę, inicjuje szereg procesów stanowiących odpowiedź rośliny na stresor. Procesy te, zwane reakcjami stresowymi, składają się z czterech faz: alarmu, restytucji, odporności i wyczerpania (rys. 194).

W początkowym okresie działania czynnika stresowego (**faza alarmu**) dochodzi do zaburzeń przebiegu procesów metabolicznych oraz zmian struktury i właściwości błon i białek. Zakłócone zostają stosunki wodne, równowaga jonowa, fotosynteza i oddychanie. W fazie alarmu pojawia się także stres oksydacyjny, wywołany obecnością podwyższonych ilości reaktywnych form tlenu (ROS), oraz uruchomienie ekspresji genów wczesnej odpowiedzi na stres, co wiedzie do pojawienia się białek stresowych. Jeśli stres nie jest bardzo silny

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338



Rys. 194. Przebieg reakcji stresowych

i długotrwały, a mechanizmy obronne (antyutleniacze, alternatywne szlaki metaboliczne) skuteczne, to dochodzi do eliminacji pierwotnych skutków stresu i roślina wchodzi w **fazę restytucji**. W fazie tej dochodzi do uruchomienia procesów obronnych i naprawczych. Procesy te to indukcja ekspresji niektórych genów oraz synteza białek i innych substancji ochraniających i przeciwdziałających skutkom stresu. Dochodzi do ponownej przebudowy struktur komórkowych, co stanowi początek następnej fazy odpowiedzi rośliny na stresor **– fazy odporności**. W fazie tej roślina odzyskuje zdolność do zachowania integralności struktur i prowadzenia podstawowych przemian i procesów metabolicznych. Rośliny uzyskują wtedy także zwiększoną odporność, ulegają procesowi aklimatyzacji (hartowaniu), który prowadzi do utworzenia nowej równowagi metabolicznej i zwiększenia odporności i stabilności organizmu.

Zbyt duża i długotrwała intensywność stresu, może jednak prowadzić do skutków odwrotnych, tzn. do zmniejszenia odporności, zwiększenia destabi-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

lizacji struktur i zahamowania podstawowych procesów metabolicznych. Jest to **faza wyczerpania**, w czasie której dochodzi do nieodwracalnych uszkodzeń chronicznych i, przy udziale patogenów, do śmierci rośliny.

Czynnik stresowy może wywoływać **lokalną** odpowiedź rośliny, gdy działaniu czynnika stresowego ulega wyłącznie fragment rośliny mało odporny (np. kwiatostan) bądź zaatakowany bezpośrednio przez patogena. Jednak roślina może odpowiedzieć także **systemicznie**, gdy jej fragmenty zaatakowane przez stresor przekazują informację do innych części. Informacja (sygnał) przekazywana jest przez elementy systemu transdukcji sygnału (kaskada kinaz białkowych, fosfatazy, hormony, metabolity).

Odporność roślin na czynniki stresowe, generalnie rzecz biorąc, polega na:

1) genetycznie uwarunkowanej odporności struktur organizmu na działanie stresu,
2) zdolnościach przystosowawczych organizmu (adaptacja i aklimatyzacja),
3) zdolnościach organizmu do naprawy uszkodzeń i regeneracji.

8.2. Stresy abiotyczne

Główne rodzaje stresów abiotycznych to stresy: **oksydacyjny**, **wodny** (niedobór, nadmiar), t**ermiczny** (ciepło, chłód, mróz), **radiacyjny**, **zanieczyszczenia środowiska** (zasolenie, metale ciężkie, substancje toksyczne w glebie i atmosferze) i **stresy mechaniczne** (wiatr, zasypanie, pokrywa śnieżna, powłoka lodowa).

Poszczególne czynniki stresowe powodują określone reakcje rośliny, przy czym reakcje te mogą być specyficzne dla danego stresora, bądź też podobne dla różnych rodzajów stresu.

Działanie różnych stresów jest zazwyczaj ze sobą powiązane. Rośliny, które nabyły odporność na jeden stres, często wykazują także zwiększoną odporność na inne czynniki stresowe, co wskazuje na wspólne podłoże odporności na różne stresy.

Reakcja rośliny jest **specyficzna**, gdy stresor atakuje ściśle zdefiniowany cel. Tak jest np. w przypadku stresu radiacyjnego, gdzie celem intensywnego promieniowania są błony tylakoidów, lub w przypadku stresu wywołanego oddziaływaniem metali ciężkich, które atakują niektóre białka enzymatyczne. Natomiast reakcje roślin **niespecyficzne** na stres występują wtedy, gdy dochodzi do zmian aktywności wielu enzymów, syntezy poliamin, antyutleniaczy,

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

substancji osmotycznie czynnych, hormonów stresowych (kwas abscysynowy, jasmonowy, etylen) oraz białek stresowych. Reakcje takie pojawiają się na skutek działania różnych czynników stresowych. Wspólną odpowiedzią tkanek roślinnych na różne czynniki stresowe jest wystąpienie stresu oksydacyjnego, zmiany w zawartości fitohormonów i pojawienie się białek stresowych.

W wyniku działania różnych czynników stresowych dochodzi do zmiany równowagi hormonalnej w roślinach. Obniża się zawartość hormonów stymulujących wzrost (gibereliny, cytokininy, auksyny) i jednocześnie zwiększa się ilość hormonów hamujących wzrost oraz przyspieszających starzenie i stan spoczynku (kwas abscysynowy, etylen, kwas jasmonowy). Podwyższenie zawartości tych substancji stymuluje uruchomienie mechanizmów ochronnych (np. zrzucanie liści przy deficycie wody) oraz zwiększenie odporności roślin na działanie stresu (np. desykację, zasolenie, mróz).

Czynniki stresowe powodują u roślin także istotne zmiany w metabolizmie białek. Generalnie hamują ich syntezę i przyspieszają degradację. Jednocześnie stymulują pojawienie się nowych białek, tzw. białek stresowych. W zależności od rodzaju działającego czynnika stresowego pojawiają się np. białka szoku cieplnego (HSP), białka związane z działaniem niskiej temperatury (COR, CAP), białka stresu wodnego (dehydryny) i inne. Podobną reakcję wywołują również infekcje, np. wirusowe, indukujące syntezę specyficznych białek (PRP).

Tak więc niekorzystne czynniki środowiskowe wywołują bardzo silną reakcję rośliny, pojawiającą się na wszystkich poziomach organizacji, od genów, hormonów, błon i organelli komórkowych do całego organizmu. Roślina, broniąc, się uruchamia różnorodne mechanizmy odpornościowe. Sukces jej zależy jednak od poziomu intensywności i długości trwania warunków ekstremalnych.

Stres oksydacyjny

Stres oksydacyjny pojawia się jako konsekwencja działania wielu różnych abiotycznych i biotycznych czynników stresowych. Jest on wynikiem wytwarzania reaktywnych form tlenu (ROS), takich jak: rodnik ponadtlenkowy ($O_2^{\cdot -}$), nadtlenek wodoru (H_2O_2), rodnik hydroksylowy ($OH^{\cdot}$), tlen w stanie singletowym (O_2^1). W momencie gdy powstawanie tych wysoce reaktywnych form tlenu przeważa

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

nad ich usuwaniem powstaje sytuacja stresu oksydacyjnego. Skutkami tego stresu są uszkodzenia oksydacyjne DNA, białek i błon komórkowych. Usuwanie reaktywnych form tlenu odbywa się z udziałem antyoksydantów takich jak: glutation, aksorbinian, β-karoten oraz enzymów (dysmutaza ponadtlenkowa, katalaza, peroksydaza). Dysmutaza ponadtlenkowa odgrywa bardzo ważną rolę w reakcji obronnej roślin na stres oksydacyjny. Katalizuje ona reakcję przemiany rodnika ponadtlenkowego ($O_2^{\cdot -}$) na nadtlenek wodoru (H_2O_2) i tlen. Nadtlenek wodoru rozkładany jest następnie przez katalazę. Reakcją obronną roślin przed stresem oksydacyjnym jest zwiększona ekspresja genów kodujących syntezę dysmutazy ponadtlenkowej oraz innych enzymów antyoksydacyjnych.

Stres wodny

Stres wodny jest to niedobór wody w roślinie. Stres ten utożsamiany jest zwykle z działaniem suszy, choć sytuacja stresowa może powstać także przy nadmiarze wody. Jednak w przypadku nadmiaru wody zewnętrznej, np. podtapiania roślin, pojawiający się stres związany jest głównie z brakiem tlenu, który słabo rozpuszcza się w wodzie.

Skutkiem suszy są zaburzenia większości procesów metabolicznych zachodzących w roślinie. Dochodzi do zahamowania wzrostu części nadziemnej, przyspieszenia starzenia się liści i ich zrzucania, pojawienia się uszkodzeń strukturalnych komórek, zmian właściwości błon i białek.

Powolne narastanie deficytu wodnego sprzyja wykształcaniu się mechanizmów obronnych, polegających na ograniczeniu transpiracji i zwiększeniu pobierania wody. Wzrasta synteza substancji tłuszczowych (wosków) wysycających kutikulę oraz rozrasta się system korzeniowy. Komórki roślinne przystosowują się do pobierania wody ze środowiska o obniżonym potencjale wody przez gromadzenie w soku komórkowym substancji osmotycznie czynnych (jony potasowe, cukry rozpuszczalne, kwasy organiczne). Obniża to ich własny potencjał wody i pozwala pobierać wodę ze środowiska. Rośliny w warunkach suszy unikają odwodnienia także przez gromadzenie w wakuoli tzw. osmolitów, tzn. substancji, które obniżają potencjał wody w komórce. Osmolity to betainy, prolina, mannitol, pinitol oraz glukoza i fruktoza. Syntetyzowane są również specjalne białka – dehydryny, które wraz z oligosacharydami stabilizują strukturę komórek.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Ważną rolę w warunkach dehydratacji odgrywają także hormony roślinne, a zwłaszcza kwas abscysynowy, który stymuluje zamykanie się aparatów szparkowych. Poziom kwasu abscysynowego wzrasta w roślinach w warunkach stresu wodnego. Transportowany jest on z częściowo odwodnionych protoplastów mezofilu liściowego do apoplastu, a stamtąd wraz z prądem transpiracyjnym wody dostaje się do komórek szparkowych. Równocześnie wzrasta synteza kwasu abscysynowego w korzeniach, skąd wiązkami przewodzącymi (głównie ksylemem) dociera do liści. Kwas abscysynowy bierze także udział w indukcji ekspresji genów stresu wodnego. Oprócz kwasu abscysynowego w warunkach deficytu wody zwiększa się w roślinie także zawartość etylenu, natomiast zawartość giberelin i cytokinin bardzo wyraźnie maleje.

Rośliny, generalnie rzecz biorąc, są bardzo wrażliwe na stresowe odwodnienie tkanek. Wiele z nich ma daleko posuniętą budowę kseromorficzną, jak np. drzewa iglaste. Przechodzą jednak w swoim rozwoju stadium, w którym tkanka merystematyczna jest odporna na odwodnienie. Jest to stadium nasienia, w którym stopień uwodnienia jest niski i wynosi około 10% świeżej masy nasienia. Po napęcznieniu zdolność nasion do tolerowania odwodnienia stopniowo zanika.

Formy przetrwalnikowe, takie jak nasiona, pyłek, zarodniki oraz tzw. rośliny rezurekcyjne o skrajnym przystosowaniu do warunków suszy, przechodzą w stan anhydrobiozy. Ponowne uwodnienie przywraca funkcje metaboliczne.

Stres termiczny

Jeśli roślina znajdzie się w temperaturze odbiegającej znacznie od temperatury optymalnej dla przebiegu jej procesów życiowych, wtedy pojawia się stres termiczny. Temperatura zbyt wysoka lub zbyt niska powoduje zaburzenia zarówno struktur, jak i metabolizmu, czego konsekwencją jest osłabienie wzrostu i przebiegu procesów fizjologicznych, a następnie zamieranie komórek, tkanek i całego organizmu.

Głównym receptorem bodźca termicznego są błony komórkowe. Wysoka temperatura osłabia wiązania wodorowe między składnikami błon, przez co zwiększa płynność ich warstw lipidowych. Niska temperatura wywołuje natomiast usztywnienie błon i wzrost energii aktywacji enzymów błonowych.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Wywołane temperaturą zmiany płynności błon modyfikują strukturę i funkcję białek błonowych, a także powodują zmiany w uwodnieniu komórek. Doprowadza to często do wtórnego stresu wodnego.

Wysoka temperatura (szok cieplny) powoduje początkowo zakłócenie podstawowych procesów metabolicznych rośliny, a następnie denaturację białek, destrukcję struktur komórkowych i śmierć rośliny. U większości roślin szybki wzrost temperatury powyżej 40°C powoduje objawy stresu wywołane uszkodzeniem błon i niekorzystnymi zmianami w strukturze białek. Prowadzi to do zmniejszenia stabilności ważnych białek chloroplastowych związanych z fotosyntezą. Czynnikiem łagodzącym może być wzrost procesu transpiracji, ponieważ wskutek utraty ciepła parowania następuje chłodzenie rośliny, ale jedynie wtedy, gdy jest niska wilgotność powietrza. Często jednak wraz ze wzrostem temperatury rośnie wilgotność powietrza, czego rezultatem jest hamowanie procesu transpiracji. Wysoka temperatura zwiększa nadmiernie płynność błon, co powoduje szkodliwy wypływ jonów z protoplastów. Toteż rośliny bardzo wrażliwe na ciepło charakteryzują się wysoką proporcją nienasyconych kwasów tłuszczowych w błonach, i odwrotnie, rośliny o większej odporności na wysoką temperaturę odznaczają się wysokim udziałem kwasów nasyconych w budowie błon. Jeśli wzrost temperatury nie jest nagły, tylko stopniowy, może wystąpić aklimatyzacja roślin prowadząca do termotolerancji. Następuje więc zwiększenie odporności, której towarzyszy powiększanie się stopnia nasycenia kwasów tłuszczowych w błonach. Tolerancja na wysoką temperaturę związana jest także ze zwiększoną termostabilnością wielu enzymów, co w powiązaniu z większym udziałem nasyconych kwasów tłuszczowych wiedzie do większej stabilności błon, zapobiegając ich nadmiernej płynności. W trakcie wzrostu temperatury następuje w roślinach także zmiana w składzie syntetyzowanych białek. Pojawiają się w większych ilościach białka szoku termicznego (HSP), których funkcja polega na ochronie innych białek i struktur komórkowych przed niszczącymi skutkami stresu.

Niska temperatura (chłód, mróz) wpływa w różny sposób na rośliny rosnące w umiarkowanej strefie klimatycznej. Oprócz symptomów stresu, znane jest także pozytywne działanie chłodu w procesie kiełkowania nasion (stratyfikacja) oraz kwitnienia niektórych roślin (wernalizacja). Generalnie jednak, ze względu na zdolność do akceptacji niskich temperatur (w zakresie od +10 do –70°C) rośliny podzielić można na trzy grupy:

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Rośliny wrażliwe na chłód (temp. od +10 do 0°C). Są to rośliny przede wszystkim z klimatu tropikalnego i subtropikalnego. U niektórych szczególnie wrażliwe są takie organy jak np. młode pędy, kwiaty, owoce.

Rośliny wrażliwe na mróz. Rośliny te tolerują obniżenie temperatury do około 0°C, ale ulegają uszkodzeniom poniżej temperatury, w której rozpoczyna się krystalizacja wody w komórkach. Są to rośliny strefy umiarkowanej, np. rośliny drzewiaste stref ciepłych. Mają one zazwyczaj możliwości obniżania temperatury krystalizacji wody, co pozwala im funkcjonować w umiarkowanie ujemnej temperaturze.

Rośliny tolerujące zamarzanie (temp. w zakresie od –1°C do –70°C). Są to rośliny lądowe dwu- i wieloletnie (drzewa), zasiedlające tereny o mroźnych zimach, mchy i niektóre glony. Drzewa przechodzą jesienny okres aklimatyzacji. Są one zdolne przeżyć pozakomórkową krystalizację wody i powstające w tym czasie odwodnienie komórek. Częściowe odwodnienie i zagęszczenie protoplazmy obniża w komórkach temperaturę krzepnięcia. Tworzenie się lodu w apoplaście i częściowe odwodnienie protoplastów nie prowadzi jeszcze do nieodwracalnych szkód w tkankach. Sytuacja staje się krytyczna, gdy kryształy lodu powstają w symplaście, co powoduje nieodwracalne uszkodzenia struktur komórkowych. W związku z tym odporność na mróz związana jest głównie z zapobieganiem tworzenia się kryształów lodu we wnętrzu komórek. Wyciąganie wody do apoplastu (ściany, przestwory międzykomórkowe), tzw. plazmoliza mrozowa, jest ważnym mechanizmem obronnym. U niektórych drzew odpornych na mróz tworzeniu się kryształków lodu w protoplastach może zapobiegać także zjawisko „przechłodzenia" cieczy. Nie tworzą się kryształy lodu, lecz zwiększa się stopniowo lepkość cieczy, aż do przejścia w bezpostaciowy stan ciała stałego. Proces ten jest stymulowany przez wysokie stężenie cukrów.

Zanieczyszczenia środowiska

W atmosferze naszej planety, glebie i zbiornikach wodnych znajduje się olbrzymia ilość najprzeróżniejszych substancji chemicznych, których stężenie osiąga czasami poziom toksyczny dla roślin. Niektóre z tych substancji mają pochodzenie naturalne (np. wulkaniczna emisja SO_2, tworzenie tlenków azotu podczas wyładowań elektrycznych, wydzielanie H_2S i metanu przez środo-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

wiska bagienne, nagromadzenie soli na terenach nadmorskich i pustynnych, i inne). Jednak wiele substancji zanieczyszczających środowisko pojawia się w związku z działalnością człowieka (zanieczyszczenia antropogeniczne). Wśród nich znajdują się **zanieczyszczenia ksenobiotyczne**, powstające w wyniku działalności przemysłowej, motoryzacji, chemizacji rolnictwa (pestycydy, herbicydy, insektycydy), używania paliw kopalnych, prowadzenia gospodarstw domowych itp. Inny rodzaj zanieczyszczeń to **zanieczyszczenia biotyczne**, które są produktami rozpadu odpadów organicznych powstających w przemyśle spożywczym, intensywnym nawożeniu gleby, gospodarstwach hodowlanych, rozkładzie szczątków roślin skażonych metalami ciężkimi itp.

Toksyczne zanieczyszczenia (**polutanty**) działają szkodliwie nie tylko w miejscach ich powstania czy składowania. Większość z nich przemieszcza się na znaczne odległości z wiatrem, prądem rzek, prądami morskimi, wodami podskórnymi, co powoduje skażenie znacznych i ciągle nowych obszarów, na których żyją rośliny, także lasy.

Zanieczyszczenia znajdujące się w powietrzu jako gaz lub zawiesina wnikają do rośliny przez szparki bądź bezpośrednio przez kutykulę lub korzenie. Głównymi zanieczyszczeniami gazowymi są: związki siarki (SO_2, H_2S, H_2SO_4), związki azotu (NO_2, N_2O_3, N_2O_5, HNO_3, HNO_2, NH_3, NH_4OH), związki fluoru (HF, NH_4F, H_2SiF_6 i inne), związki chloru, tlenki węgla (CO, CO_2), ozon i azotan nadtlenku acetylu(PAN). Dwutlenek siarki (SO_2) stanowi około 60% zanieczyszczeń gazowych atmosfery. Jego nadmiar w komórkach roślin wywołuje efekty toksyczne, powodując zarówno uszkodzenia strukturalne, jak i zakłócenia w przebiegu procesów metabolicznych, przede wszystkim fotosyntezy. Pojawia się także stres oksydacyjny.

W roślinach istnieją co najmniej dwa mechanizmy odporności metabolicznej na wysokie stężenie SO_2. Główny mechanizm związany jest z szybkim utlenianiem siarki do siarczanów i następnie wykorzystaniem ich do syntezy aminokwasów, białek, glutationu, siarkowych olejków eterycznych, siarkowodoru itp. Jony siarczanowe są znacznie mniej toksyczne od jonów siarczynowych, dlatego te przemiany stanowią główną formę detoksykacji. Drugi mechanizm jest związany z redukcją SO_2 do siarkowodoru (H_2S), który jest intensywnie wydzielany do atmosfery.

Polutanty glebowe w roztworze wodnym są pobierane przez system korzeniowy roślin. Intensywna działalność gospodarczo-przemysłowa przy-

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

czynia się do skażenia gleby związkami metali ciężkich (Pb, Cd, Cr, Fe, Zn, Hg, Cu). Metale ciężkie oraz glin dostają się do roślin głównie z gleby, dokąd trafiają jako gazy i pyły strącane opadami. Ołów i cynk w rejonach silnie skażonych spalinami samochodowymi lub rtęć w okolicy pewnych zakładów przemysłowych mogą przedostać się do roślin także przez liście i łodygi.

Metale ciężkie powodują zaburzenia w funkcjonowaniu błon komórkowych, inaktywację wielu enzymów uczestniczących w metabolizmie podstawowym, hamują wzrost oraz procesy fotosyntezy i oddychania. Wiedzie to do rozregulowania metabolizmu i bilansu energetycznego rośliny.

Mechanizmy odporności roślin na metale ciężkie mają charakter zewnętrzny i wewnętrzny. **Mechanizm zewnętrzny** tolerowania przez rośliny wysokich stężeń metali w środowisku polega na utrudnianiu wnikania szkodliwego czynnika do rośliny (redukcja pobierania, unieruchomienie toksycznych jonów w ścianach komórkowych). Do mechanizmów zewnętrznych należy także mikoryza u drzew oraz wydzielanie przez korzenie do gleby śluzów oraz substancji chelatujących (kwasy organiczne).

Mechanizm wewnętrzny tolerancji i odporności polega na detoksykacji pobranych metali na drodze chelatowania przez peptydy (fitochelatyny) i usunięcie z miejsc aktywnych metabolicznie do miejsc nieaktywnych, np. do wakuoli. W wakuoli dochodzi do unieruchamiania jonów metali przez wiązanie ich w kompleksy z fenolami, glikozydami czy hydroksykwasami organicznymi. Często dochodzi także do usuwania toksycznych jonów poza komórkę na drodze aktywnego transportu.

W niektórych siedliskach naturalnych oraz terenach użytkowanych rolniczo dochodzi do znacznego nagromadzenia jonów sodu i chloru (NaCl). W warunkach naturalnych na zasolenie są narażone rejony nadmorskie, bagniste, a także suche rejony w głębi lądu, gdzie szybkość parowania znacznie przewyższa natężenie opadów (np. obrzeża pustyń). Na stan zasolenia gleby wpływają także jony sodu, chloru oraz azotany, potas i magnez – dostarczane jako nawozy mineralne. Zasolenie może być również wynikiem stosowania soli do odśnieżania dróg i chodników.

Skutkiem dużego stężenia soli w glebie jest **stres solny** dla roślin żyjących na tym terenie. Rośliny znoszące wysokie zasolenie gleby to **halofity (**np. soliród zielny, aster solny), w odróżnieniu od większości roślin (**glikofity**), u których wysoka zawartość soli powoduje zaburzenia fizjologiczno-rozwojowe.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Wysoka zawartość soli w glebie jest przyczyną ograniczenia pobierania wody przez rośliny. Prowadzi to do odwodnienia komórek, obniżenia ciśnienia turgorowego i zahamowania wzrostu pędu i korzeni. Wysokie stężenie jonów sodu w komórkach prowadzi do wypierania z błon jonów wapnia, co powoduje zmiany w przepuszczalności błon i wypływ jonów, zwłaszcza potasowych. To wpływa bardzo niekorzystnie na aktywność metaboliczną enzymów, hamuje syntezę białek oraz procesy fotosyntezy i oddychania.

Odporność roślin na zasolenie polega na usuwaniu nadmiaru soli z organizmu i zwiększeniu tolerancji na wysokie stężenie soli. Nadmiar soli usuwany jest do wakuoli, przy czym, dla równowagi osmotycznej między wakuolą a cytoplazmą, gromadzone są w cytoplazmie rozpuszczalne związki organiczne, jak glicyna, prolina, mannitol, sorbitol, pinitol, sacharoza oraz betaina. Ponadto wysokie stężenie soli powoduje wzrost ekspresji genów stresowych i rozpoczyna się synteza białek stresu solnego, między innymi **osmotyn**, które pełnią funkcję ochronną dla struktur komórkowych. Wysokie zasolenie środowiska powoduje także pojawienie się w roślinach podwyższonych ilości kwasu abscysynowego.

8.3. Stresy biotyczne

Drzewa narażone są, oprócz stresów abiotycznych, także na działanie biotycznych czynników stresowych. Czynnikami tymi są organizmy plechowe (wirusy, bakterie, grzyby) oraz szkodniki zwierzęce (nicienie, ślimaki, owady, pajęczaki). Działanie biotycznych czynników rozpoczyna się od ataku określonego czynnika chorobotwórczego, który zaczyna zakłócać strukturalną i metaboliczną równowagę rośliny. Zaburzenia fizjologiczne wywołane przez czynniki biotyczne pociągają za sobą zmiany w morfologii i anatomii tkanek i organów oraz w pokroju całych roślin. Zmiany te tworzą tzw. objawy chorobowe. Są one bardzo różne i ogólnie podzielić je można na **objawy właściwe** (więdnięcie, plamistość, nekrozy, zniekształcenia, rany) oraz **niewłaściwe** (wydzieliny, oznaki etiologiczne). Kolejno następujące zmiany objawów chorobowych w roślinie, czyli przebieg choroby, nosi nazwę **patogenezy**. Choroby wywołane przez czynniki chorobotwórcze, tzw. patogeny, są zakaźne (infekcyjne). Nieinfekcyjne są zazwyczaj choroby wywołane przez szkodniki zwierzęce i czynniki abiotyczne.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Przyczyną chorób infekcyjnych (zakaźnych) są czynniki chorobotwórcze (wirusy, bakterie, grzyby). Odżywiają się one gotowymi substancjami rośliny gospodarza, wydzielając toksyny, enzymy, substancje hormonalne i inne, które utrudniają reakcje obronne roślin. Działanie infekcyjnych czynników chorobotwórczych ocenia się zwykle i charakteryzuje na podstawie takich kryteriów, jak patogeniczność (chorobotwórczość), wirulencja (zjadliwość) i agresywność. **Patogeniczność** jest to zdolność do porażenia i wywołania choroby u rośliny. **Wirulencja** jest to stopień natężenia infekcji i zaawansowanie wywołanej choroby. **Agresywność** jest to szybkość, z jaką poraża i namnaża się patogen w tkankach rośliny gospodarza.

Choroba zakaźna przebiega w trzech etapach, są to:

1) infekcja – czyli zakażenie,
2) inkubacja – namnażanie się patogena i pierwsze objawy chorobowe,
3) choroba właściwa, która kończy się wyzdrowieniem bądź śmiercią rośliny.

Masowe wystąpienie zakaźnej choroby na określonym terenie i w określonym czasie nosi nazwę **epidemii** (epifitozy).

Choroby drzew wywołują także szkodniki zwierzęce (krocionogi, nicienie, mięczaki, pajęczaki, owady, ptaki i ssaki). Niszczą one strukturę roślin, ponieważ odżywiają się pokarmem roślinnym. Typy i rodzaje uszkodzeń są bardzo różne, a zależą od gatunku szkodnika i atakowanego organu rośliny. Szkodniki wprowadzają także do tkanek roślinnych różne substancje, zwłaszcza białka enzymatyczne (np. hydrolityczne), które zmieniają metabolizm zaatakowanej rośliny. Następstwem są różne narośla (galasy), skręcanie liści i pędów, zasychanie i opadanie liści, zmiana pokroju pędów, odpadanie pąków kwiatowych, nienormalne rozrastanie się uszkodzonych tkanek i organów. Wszystkie choroby roślin, zarówno infekcyjne, jak i nieinfekcyjne oraz inwazyjno-szkodnikowe, powodują ogromne straty w biocenozach leśnych.

W trakcie patogenezy dochodzi do procesów chorobowych, którym towarzyszą zmiany na poziomie komórkowym oraz zaburzenia w podstawowym metabolizmie rośliny. Główne przejawy to:

1) ograniczenia w pobieraniu i transporcie wody, związków mineralnych oraz związków organicznych,
2) hamowanie fotosyntezy i zaburzenia w uzyskiwaniu energii,
3) zanik homeostazy hormonalnej,

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

4) indukowanie stresu oksydacyjnego,
5) zmiany w procesach transkrypcji i translacji,
6) hamowanie wzrostu i rozwoju rośliny.

Drzewa, podobnie jak inne organizmy, żyją w warunkach ciągłego zagrożenia chorobowego, różnią się jednak stopniem podatności (wrażliwości) oraz odporności. W trakcie filogenezy (rozwoju rodowego) rośliny wykształciły różne przystosowania i różne strategie obronne przeciw chorobom. Są to mechanizmy molekularne, morfologiczno-anatomiczne, fizjologiczne i biochemiczne. Głównym orężem obronnym stało się wytwarzanie setek czy tysięcy różnych substancji chemicznych potrzebnych do realizacji podstawowych procesów fizjologicznych, nie tylko jednak, bo duża część z nich stanowi system obronny przeciwko chorobom. Aby przeciwdziałać rozwojowi różnych chorób infekcyjnych i inwazyjnych, rośliny wykształciły wiele różnych przystosowań odpornościowych. Odporność tę można podzielić na odporność właściwą (bierną i czynną) oraz nabytą.

Odporność właściwa (genetyczna) ma charakter swoisty, jest charakterystyczna dla określonego gatunku lub odmiany rośliny i dla konkretnego czynnika chorobotwórczego. Wyróżnia się odporność na infekcję i odporność na rozprzestrzenianie się patogena. Odporność właściwa (wrodzona) dzieli się na bierną (aksenię) i czynną (obronność).

Odporność bierna występuje niezależnie od ataku patogena i jest uwarunkowana wieloma czynnikami natury genetycznej, morfologiczno-anatomicznej, fizjologicznej oraz chemicznymi właściwościami rośliny. Czynniki morfologiczno-anatomiczne uniemożliwiają bądź utrudniają przenikanie patogena do rośliny (np. gruba warstwa kutykuli, wosk na liściach, nietypowa budowa szparek). Czynniki fizjologiczne i chemiczne powodują słaby rozwój patogena. Istnieje dużo danych wskazujących na powiązania odporności rośliny z zawartością w jej tkankach różnych związków chemicznych (alkaloidów, fenoli, tanin, fitoncydów). Związki chemiczne biorące udział w zjawiskach odporności biernej (**związki przedinfekcyjne**) podzielić można na **prohibityny** (metabolity ograniczające bądź całkowicie hamujące rozwój *in vivo* patogenów) oraz **inhibityny** (metabolity, których zawartość po infekcji musi wzrosnąć, aby mogły działać toksycznie). Do prohibityn zalicza się dużo różnorodnych substancji, między innymi: alkaloidy, fenole, terpenoidy, hydroksystilbeny, katechiny, cyjanidyny, izoflawony. Inhibityny to przede wszystkim związki fenolowe takie jak: kumaryna, skopolina i kwas chlorogenowy.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Odporność czynna (obronność) przejawia się wyzwalaniem reakcji obronnych w następstwie infekcji rośliny przez konkretnego patogena. Jest to więc odporność postinfekcyjna. Rośliny mają zdolność czynnego reagowania na działanie patogenicznego organizmu. Na skutek interakcji między systemami metabolicznymi rośliny i patogena wytwarzają się w roślinach substancje hamujące wzrost patogena. Substancje te, tzw. **związki poinfekcyjne**, dzielą się na **postinhibityny** (metabolity powstałe z istniejących nieaktywnych związków przez ich hydrolizę lub utlenianie) oraz **fitoaleksyny** (metabolity syntetyzowane *de novo* po infekcji).

Pomiędzy zaatakowaną rośliną i patogenem istnieje szczególny rodzaj współzawodnictwa. Rośliny, chroniąc się, wytwarzają toksyny przedinfekcyjne i poinfekcyjne, natomiast patogeny wytwarzają toksyny infekcyjne (**patotoksyny**), które powodują objawy chorobowe u zaatakowanej rośliny. Mogą być to związki niskocząsteczkowe wywołujące więdnięcie i hamujące wzrost (np. grafioza, kwas pikolinowy, likomarazmina, tentoksyna) bądź peptydy wywołujące nekrozy i białka enzymatyczne powodujące rozkład ścian komórkowych i macerowanie tkanek rośliny gospodarza. Patogeny syntetyzują też duże ilości substancji hormonalnych, które rozkojarzają metabolizm i procesy rozwojowe porażonej rośliny wyższej.

Interakcje pomiędzy rośliną-gospodarzem a patogenem są dynamiczne, istnieje możliwość zmiany równowagi na korzyść któregoś z konkurujących partnerów. Walka, w dużej mierze, jest walką chemiczną między patotoksynami i fitoaleksynami. Organizmy patogeniczne indukują także powstawanie w zainfekowanej roślinie specyficznych białek stresowych typu PR (ang. ***p**athogenesis – **r**elated **p**roteins*). Pomiędzy rośliną-gospodarzem a patogenami, zwłaszcza wirusami i bakteriami, istnieje także możliwość bezpośredniej ingerencji w zasoby informacji genetycznej.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Rozdział 9 | *Współzależność struktury, funkcji i pokroju drzew*

9.1. Współzależność struktury i funkcji

Każda roślina – od jednokomórkowego glonu do potężnego drzewa – jest organizmem. Wykazywać zatem musi prawidłowość w budowie i funkcjonowaniu. Drzewo nie jest przypadkowym zbiorem tworzących je elementów, lecz ma określoną strukturę. Dla struktury tej ważny jest jej stopień zorganizowania. Wysoki stopień zorganizowania struktury drzewa polega na wytworzeniu układu wielopoziomowego. Z jednej strony istnieją różne poziomy wewnętrznej organizacji biologicznej rośliny, od molekularnego przez komórki, tkanki, organy, cały organizm do poziomu populacyjnego włącznie. Z drugiej strony istnieje zewnętrzna struktura drzewa, której elementami są poszczególne organy o określonym kształcie i rozmieszczeniu w przestrzeni (korzeń w ziemi, pień w powietrzu, korona na pniu). Budowa drzewa zmienia się także w trakcie rozwoju osobniczego. Zmieniają się rozmiary, proporcje między organami, powstają ciągle nowe organy przystosowane do pełnienia określonych funkcji (np. rozmnażania). Zmienia się zatem zarówno struktura wewnętrzna, jak i struktura zewnętrzna. W trakcie całej ontogenezy następuje ciągły rozwój drzewa, który jest wynikiem współzależności między strukturą i funkcją. Rozwój ten jest konsekwencją nieustannych podziałów merystemów, bowiem nowo powstające komórki różnicują się przez całe życie rośliny. To oznacza, że różne części tego samego drzewa są w różnym wieku. Komórki roślinne są poza tym totipotencjalne. Znaczy to, że pojedyncza, zróżnicowana komórka wegetatywna może odtworzyć cały organizm, więc genom takiej komórki zawiera pełną informację o różnicowaniu się i rozwoju rośliny. Trzeba pamiętać także, że komórki roślinne mają ściany komórkowe, tworzą w organizmie apoplast i są nieruchome w trakcie rozwoju, mogą jednak przekazywać sobie informację przez plazmodesmy.

Istnieją zatem ścisłe związki między budową drzewa a czynnościami, które spełnia. Funkcje te, najbardziej ogólnie, podzielić można na czynności wegetatywne (odżywcze) oraz generatywne (rozrodcze). Do ich pełnienia służą odpowiednie organy wegetatywne (korzeń, łodyga, liść) oraz generatywne (kwiat, nasienie, owoc). W organizmach roślinnych istnieje ścisła współzależność między strukturą i funkcją. Współzależności te istnieją na wszystkich

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

poziomach organizacji rośliny. Dotyczą zarówno ukształtowania organów, budowy i rozmieszczenia układów tkankowych, cech komórek, jak i składu chemicznego. Biegunowy rozwój drzew uwarunkowany jest w dużej mierze poszukiwaniem pożywienia. Korzeń rośnie w dół w poszukiwaniu wody i związków mineralnych gleby, pęd rośnie ku górze w poszukiwaniu światła niezbędnego do fotosyntezy (odżywianie) oraz fotomorfogenezy (różnicowanie). Każdy organ rośliny wykazuje współzależność budowy i funkcji.

Zasadniczą rolą korzenia jest umocowanie części nadziemnej oraz dostarczenie drzewu wody i związków mineralnych. Służy temu silny rozwój systemu korzeniowego palowego lub wiązkowego.

Podobnie jest w przypadku pnia i korony, które pełnią istotne funkcje odżywcze w życiu drzewa. To zadanie zarówno liści, jak i łodyg. Pień jako organ pośredni łączy też korzenie i koronę. Utrzymuje ciężar pędów, liści, kwiatów i owoców, musi doprowadzić także wodę i niezbędne substancje do tych organów oraz zachowywać odpowiednią konfigurację, aby zapewnić liściom dostęp promieniowania słonecznego. Celom tym służy wewnętrzna budowa pnia. Znajdują się tam dobrze wykształcone wiązki przewodzące, w obwodowych częściach występują w dużych ilościach tkanki mechaniczne oraz korowina. W pniach drzew silnie rozbudowane jest drewno wtórne, a w nim komórki sklerenchymatyczne włókien drzewnych. Rozgałęzienia pędów, przybierając różne formy, umożliwiają dostęp światła do fotosyntetyzujących liści. Podstawową funkcją liścia jest proces fotosyntezy oraz transpiracja. Przez liście odbywa się także pobieranie CO_2 i dyfuzja tlenu. Wymianie gazowej służą też znajdujące się w epidermie liścia aparaty szparkowe oraz system przestworów międzykomórkowych. Jednak w przypadku transpiracji duża powierzchnia blaszek liściowych stanowi także niebezpieczeństwo zbytniej utraty wody. Przeciwdziałają temu ściany komórek skórki liścia przesycone kutyną i często okryte woskiem lub włoskami. Liście drzew iglastych wykazują cechy kseromorficzne.

Także kwiat jest przekształconym pędem. Odcinek pędu, na którym skupione są kwiaty, nazywamy kwiatostanem. Rozmieszczenie kwiatów w kwiatostanie stwarza dobre warunki do zapylenia (a potem rozsiewu nasion). Najkorzystniejsze jest zapylenie krzyżowe, kiedy na słupek danego kwiatu dostaje się pyłek z innego kwiatu. Istnieje zatem w budowie kwiatów wiele przystosowań przeciwdziałających samozapyleniu. Między innymi jest to

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

rozdzielnopłciowość, polegająca na wytwarzaniu oddzielnie kwiatów męskich (pręcikowych) i żeńskich (słupkowych), a także dwupienność – wytwarzanie kwiatów odmiennej płci na odrębnych osobnikach (np. wierzba). Czasami występuje też heterostylia, czyli tworzenie kwiatów różniących się długością szyjki słupka i nitek pręcikowych. U niektórych roślin obserwuje się również niejednoczesne dojrzewanie pręcików i słupka.

Tak więc ukształtowanie zarówno zewnętrzne, jak i wewnętrzne drzewa (morfogeneza) jest wypadkową działania wielu czynników. Istotny wpływ ma ścisłe przystosowanie morfologiczne i anatomiczne organów do pełnionych funkcji. Na morfogenezę drzew wpływają także bardzo mocno czynniki zewnętrzne. Oddziaływanie środowiska może być tak silne, że cały wygląd drzewa niejednokrotnie krańcowo odbiega od ogólnego modelu.

9.2. Mechanizmy kształtowania się pokroju drzew

Pokrój drzewa jest uzależniony od struktury pnia i korony. Pień stanowi główną oś drzewa. Na nim osadzone są wszystkie organy części nadziemnej, a jego budowa i proporcje w stosunku do korony nadają drzewu charakterystyczny wygląd. U drzew można wyróżnić dwie formy pni:

1) **strzałę** – jeśli przebieg pnia jest widoczny od podstawy drzewa aż do wierzchołka; ta forma pnia występuje u drzew iglastych (świerk, sosna, modrzew, jodła), zwłaszcza w młodym wieku;
2) **kłodę** – jeśli pień na pewnej wysokości nad ziemią rozdziela się na konary i gałęzie, a jego przebieg w koronie jest niewyraźny i traci charakter osi środkowej; kłody wytwarzają drzewa liściaste (dąb, jesion, klon, lipa), zwłaszcza w starszym wieku, często jednak występują formy przejściowe (np. stare samotne sosny, olsza czarna).

Generalnie drzewa wyrosłe w zwarciu mają pnie o wysoko osadzonej koronie, natomiast drzewa rosnące luźno mają pnie bardziej zbieżyste i korony nisko osadzone.

Cechą charakterystyczną każdego drzewa jest to, że na pewnej wysokości nad ziemią pień tworzy zespół konarów i gałęzi zwany **koroną**. Kształtowanie się korony drzewa jest uzależnione od wielu właściwości morfologicznych, z których najważniejsze to stosunek przyrostu osi bocznych do przyrostu osi głównej i sposób powstawania nowych pędów.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

U drzew wyróżnia się dwa zasadnicze typy wzrostu. Typ **monopodialny** występuje, gdy pędy są zakończone pączkami szczytowymi, z których w kolejnym roku wyrastają nowe pędy, przedłużające wzrost zarówno pędu wierzchołkowego, jak i pędów bocznych. Ten typ wzrostu występuje u prawie wszystkich drzew iglastych oraz niektórych drzew liściastych, jak buk, dęby i jesion. Wzrost **sympodialny** występuje u drzew, które nie mają prawdziwych pączków szczytowych, a końce ich pędów zasychają. Przedłużające wzrost pędy wyrastają wtedy z najwyższych pączków bocznych, które tylko pozornie sprawiają wrażenie pączków szczytowych. Przedłużenie wzrostu nie następuje więc w linii prostej, bo każdy nowy pęd powstały z pączka bocznego odchyla nieco oś główną. Z czasem jednak pod wpływem grubienia pędów te różnice się zacierają. Sympodialny typ rozgałęzień jest charakterystyczny dla drzew liściastych takich jak brzoza, lipa, olsza, topola, wiąz, a także jabłoń i grusza.

U niektórych drzew (np. kasztanowiec, klon) istnieje jeszcze inny typ rozgałęzień, tzw. **pseudodychotomiczny**, gdy wierzchołkowy pączek jest pączkiem kwiatowym, a z dwu naprzeciwlegle osadzonych pączków bocznych wyrastają równocześnie pędy następnego rzędu.

Korona drzew może być osadzona na różnej wysokości pnia nad ziemią. Drzewa rosnące pojedynczo na otwartej przestrzeni mają korony osadzone nisko, niekiedy sięgające aż do ziemi. Drzewa starsze, rosnące w drzewostanie w zwarciu, mają zwykle koronę osadzoną wysoko, a dolna część pnia jest pozbawiona gałęzi wskutek naturalnego oczyszczania się pnia. Oczyszczanie się pni polega na stopniowym obumieraniu i odpadaniu dolnych, starszych gałęzi, które są coraz bardziej zacieniane przez gałęzie młode w górnej części korony. Rozrastanie i zwieranie się koron sąsiadujących drzew w drzewostanie prowadzi do coraz silniejszego ograniczenia dostępu światła do gałęzi w dolnej części korony, które z czasem usychają i odpadają, pozostawiając po sobie na pniu ślady w postaci sęków.

Kształt korony zależy przede wszystkim od kąta, pod jakim gałęzie pierwszego stopnia (konary) odchodzą od osi głównej (pnia) oraz od ich długości. Im bardziej rozwarty jest kąt i im dłuższe są gałęzie, tym korona jest szersza, i odwrotnie. Na kształt korony ma również wpływ ugałęzienie drugiego stopnia oraz zmiana wielkości kątów odchylenia wzdłuż osi głównej. Gałęzie na wierzchołku korony osadzone są przeważnie pod kątem ostrym, w połowie korony odchodzą zazwyczaj poziomo, a w dolnej partii często zwisają ku dołowi.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Stosunek korony do pnia, układ gałęzi i ich wzajemne położenie względem siebie są cechami charakterystycznymi dla poszczególnych gatunków drzew. Kształt korony decyduje jednocześnie o wyglądzie drzewa, czyli o jego **pokroju**, a tym samym o jego walorach krajobrazowych.

Pokrój drzew zostaje więc określony przez zróżnicowane wydłużanie się pąków i rozrost gałęzi, a ekspresji konkretnego pokroju zwykle towarzyszy zjawisko dominacji wierzchołkowej. I tak, brak wegetatywnych pąków bocznych u drzewiastych roślin jednoliściennych prowadzi do pokroju **kolumnowego**, gdzie pozbawione gałęzi pnie są zakończone pękiem liści (np. palmy). U większości drzew iglastych i niektórych liściastych pęd główny lub pęd szczytowy przerasta znajdujące się poniżej gałęzie, tworząc korony **stożkowate**, z wyraźnie zarysowanym pniem centralnym (np. sosna). U większości drzew liściastych gałęzie boczne rosną szybko, przerastają niejednokrotnie pęd główny, co prowadzi do powstania pokroju **kopulastego**, gdzie pień centralny zanika po wielokrotnym rozwidlaniu się i w rezultacie powstaje wielka rozłożysta korona (np. klony, wiązy, dęby).

Pokrój stożkowy jest niewątpliwie wyrazem silnej dominacji wierzchołkowej, ponieważ pęd szczytowy utrzymuje kontrolę nad gałęziami niższymi. Pokrój kopulasty jest natomiast wynikiem słabej dominacji wierzchołkowej, ponieważ powstaje obficie rozgałęziona korona. Pojęcie dominacji wierzchołkowej w odniesieniu do całej korony jest jednak mało precyzyjne, dlatego częściej mówi się o kontroli wierzchołkowej, ograniczając pojęcie dominacji do poszczególnych pędów.

Pokrój korony zmienia się z wiekiem drzewa. Wszystkie młode drzewa leśne początkowo mają pokrój stożkowaty. Czas przejścia od pokroju stożkowatego do kopulastego zależy od gatunku oraz od panujących czynników zewnętrznych. Szczególną rolę odgrywają stosunki wilgotnościowe. Również u starych drzew iglastych, szczególnie u niektórych gatunków sosen, korony stają się spłaszczone i kopulaste z powodu dużych rozmiarów i zwiększonej konkurencji między gałęziami w transporcie na duże odległości wody oraz substancji mineralnych i asymilatów.

Jedną z uderzających cech korony drzewa jest zmiana orientacji poszczególnych gałęzi od wierzchołka ku podstawie, od ostro nachylonych w górnej części korony do opadających gałęzi u podstawy. Ma to duży wpływ na dystrybucję wody opadowej wewnątrz i wokół poszczególnych drzew. Drzewa

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

o gałęziach z ostrymi kątami nachylenia zbierają wodę opadową bliżej środka korony i pnia głównego, natomiast u drzew o gałęziach bardziej poziomych woda przemieszcza się w kierunku zewnętrznych partii korony. Dlatego u młodych drzew, które mają ostre kąty nachylenia, większość przechwyconej wody pozostaje w zasięgu rozwijającego się układu korzeniowego, podczas gdy w drzewach starszych, z rozpostartymi koronami, woda jest przenoszona dalej na zewnątrz do strefy drobniejszych korzeni.

U drzew o pokroju stożkowatym kąty gałęzi są zwykle mniej ostre niż u gatunków kopulastych. Tę tendencję do poziomego ułożenia gałęzi bocznych można interpretować jako wynik silnej kontroli wierzchołkowej, gdzie pęd główny wywołuje wyraźną reakcję epinastyczną, aby zrównoważyć ujemną reakcję geotropiczną gałęzi. Z tego powodu gałęzie boczne większości drzew iglastych mają tendencję do wzrostu w kierunku prostopadłym do osi pionowej. W przypadku drzew kopulastych, gdzie szczytowy pęd główny rośnie wolno, jego wpływ epinastyczny zanika i gałęzie boczne wykazują tendencję do wzrostu pod bardziej ostrymi kątami w górę. W silnie rozgałęzionych drzewach kopulastych wiele z najwyżej położonych gałęzi, dawno uwolnionych spod kontroli wierzchołkowej pędu głównego, konkuruje między sobą o światło i przestrzeń i ustawia się pionowo w wierzchołku korony.

W kształtowaniu się pokroju drzew ważną rolę odgrywają korelacje wzrostowe. Olbrzymie rozmiary osiągane przez drzewa są możliwe właśnie dzięki korelacjom między wzrostem wydłużeniowym i przyrostem. Znaczny rozwój pędów i korzeni może nastąpić tylko wtedy, gdy zostanie wytworzony odpowiednio rozbudowany pień oraz gałęzie, w których wiązki przewodzące stanowią silną podporę mechaniczną oraz zapewniają łatwy transport na duże odległości wody i substancji pokarmowych. Wzrost jednej części rośliny wpływa na wzrost części drugiej i podstawą jest ich integracja strukturalna i funkcjonalna. Niektóre korelacje mają charakter głównie odżywczy. I tak, funkcjonowanie liści zależy od wody i substancji mineralnych dostarczanych przez korzenie. Rozwój korzeni natomiast jest uwarunkowany od asymilatów i hormonów wytwarzanych przez liście. Podobne współzależności występują pomiędzy powierzchnią liści i wielkością owoców, czy też pomiędzy wielkością korony i wielkością pnia.

U podstaw tych korelacji leżą zjawiska pokarmowe oraz wymiana hormonalna. Powoduje to stymulację bądź hamowanie rozwoju określonych organów. Ustanowiona równowaga hormonalna stymulatorów (auksyny, gibereliny,

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

cytokininy) do inhibitorów (kwas abscysynowy, etylen, jasmoniany) powoduje reakcje stymulacyjne bądź hamujące.

Istnieją także wyraźne korelacje między wzrostem wydłużeniowym a przyrostem promieniowym drzewa. Rosnące pędy mają wpływ na wielkość i rozkład przyrostu na grubość w łodygach poniżej. Uformowanie ostatecznej postaci drzewa zależy od współdziałania przyrostu długości i aktywności kambialnej. Wydłużanie się pędów ma jednak bezpośredni wpływ na aktywność merystemu wtórnego, czyli kambium, podczas gdy kambium nie ma istotnego wpływu na wydłużanie się pędów. Jest tak, bo inicjacja aktywności kambium następuje wtórnie jako rezultat postępującego rozwoju pędu.

Wielki wpływ na pokrój rośliny mają zjawiska grawitacji. Są to głównie reakcje wygięciowe, spowodowane przez jednostronny lub nierówny przyrost młodych gałązek lub starszych gałęzi. Grawitacja wywołuje także wiele innych zjawisk, zwanych ogólnie grawimorfizmem. U podstaw mechanizmu tych zjawisk leży polarny transport auksyny oraz współudział w ich kontroli innych grup hormonów roślinnych.

Oprócz grawitacji także światło (barwa, natężenie, fotoperiod), temperatura, dostępność wody, żyzność gleby, wpływają silnie na kształtowanie się pokroju drzew. Należy też pamiętać, że u podstaw wszystkich zjawisk wzrostowo-rozwojowych leżą odpowiednie programy uruchamiane przez ekspresję i hamowanie aktywności określonych genów. Geny kontrolują przebieg procesów rozwojowych, wpływając na gospodarkę hormonalną oraz całość metabolizmu rośliny.

Tak więc zjawiska kształtowania się pokroju drzew są kontrolowane przez czynniki wewnętrzne (geny, hormony), powodujące realizację określonych programów rozwojowych poszczególnych organów. Programy te są silnie modyfikowane przez czynniki środowiska. Współdziałanie czynników wewnętrznych oraz środowiskowych prowadzi do uzyskania przez drzewo określonego pokroju.

9.3. Przyrodnicze znaczenie lasów

Zbiorowiska roślin drzewiastych wraz z innymi roślinami, zwierzętami i organizmami plechowymi tworzą **lasy,** które mają ogromne znaczenie przyrodnicze. Las regeneruje zasoby tlenu oraz reguluje zawartość dwutlenku

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

węgla w atmosferze. Przez pobór i wyparowywanie dużych ilości wody oraz retencyjne zdolności w stosunku do wód opadowych wpływa istotnie na bilans wodny terenu oraz przeciwdziała degradacji gleb i zabagnieniu. Przyspiesza wietrzenie skał, pobudza przebieg procesu glebotwórczego oraz chroni przed wodną i eoliczną erozją powierzchniową.

Las jest najważniejszym czynnikiem kształtującym krajobraz, zwiększa atrakcyjność turystyczną regionu. Utrzymanie się pewnych gatunków roślin i zwierząt jest możliwe wyłącznie w środowisku leśnym, pod zwartymi koronami drzew.

Lasy występujące w Polsce ogólnie można podzielić na trzy grupy:

1) lasy ochronne, których główną funkcją jest ochrona abiotycznego środowiska przyrodniczego (gleb, wód, powietrza, klimatu, krajobrazu),
2) lasy gospodarcze, przeznaczone głównie do produkcji surowca drzewnego,
3) lasy rezerwatowe (parki narodowe, rezerwaty), służące ochronie przyrody (ochrona zespołów i gatunków roślin i zwierząt).

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Literatura

Białobok S., Boratyński A., Bugała W., 1993, *Biologia sosny zwyczajnej*. Instytut Dendrologii PAN, Sorus, Poznań–Kurnik.

Broda B., 2002, *Zarys botaniki farmaceutycznej*. Wydawnictwo Lekarskie PZWL, Warszawa.

Domański R., 2002, *Fizjologia roślin z elementami biochemii*. Wydawnictwo AR w Poznaniu, Poznań.

Drozd L., Florek M., 1997, *Leśnictwo*. Wydawnictwo Naukowe AR w Lublinie, Lublin.

Falińska K., 2004, *Ekologia roślin*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

Harborne J. B., 1997, *Ekologia biochemiczna*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

Hejnowicz Z., 1973, *Anatomia rozwojowa drzew*. PWN, Warszawa.

Hejnowicz Z., 1980, *Anatomia i histogeneza roślin naczyniowych*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

Kirkby E., Mengel K., 1983, *Podstawy żywienia roślin*. PWRiL, Warszawa.

Kopcewicz J., Lewak S., 2002, *Fizjologia roślin*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

Kozłowska M., 2007, *Fizjologia roślin*. PWRiL, Poznań.

Kozłowski T. T., Kramer P. J., Pallady S. G., 1991, *The physiological ecology of wood plants*. Academy Press, New York.

Kreeb K., 1979, *Ekofizjologia roślin*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

Lewak S., Kopcewicz J., 2009, *Fizjologia roślin. Wprowadzenie.* Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

Malinowski E., 1987, *Anatomia roślin*, PWN, Warszawa.

Myczkowski J., 1978, *Fizjologia roślin drzewiastych*. Wydawnictwo AR w Krakowie, Kraków.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Puchalski T., Prusinkiewicz Z., 1968, *Siedliskoznawstwo leśne*. Wydawnictwo WSR, Poznań.

Puchalski T., Prusinkiewicz Z., 1990, *Ekologiczne podstawy siedliskoznawstwa leśnego*. PWRiL, Warszawa.

Szweykowska A., 1997, *Fizjologia roślin*. Wydawnictwo UAM, Poznań.

Taitz L., Zeiger E., 1998, *Plant Physiology*. Singauer Associates, Inc. Publ. Sunderland, MA.

Tomanek J., Witkowska-Żuk L. 2008, *Botanika leśna*. PWRiL, Warszawa.

Tretyn A., 1994, *Wapń w komórkach eukariotycznych*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

Wojtaszek P., Woźny A., Ratajczak L., 2008, *Biologia komórki roślinnej*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

Żelawski W., 1967, *Zarys fizjologii sosny zwyczajnej*. PTL, Warszawa.

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Spis tabel i rysunków

Tabele

1. Podział tkanek roślinnych 45
2. Kod genetyczny. Kodony sensowne (61) i niesensowne (terminalne 3) 140
3. Wpływ światła czerwonego (R) i dalekiej czerwieni (FR) na kiełkowanie nasion fotoblastycznych 174
4. Zawartość wody w różnych organach drzew 262
5. Szybkość przewodzenia wody u różnych grup roślin 289
6. Przewodzenie właściwe wody u drzew liściastych i szpilkowych 290
7. Liczba szparek w nasłonecznionych (A) i zacienionych (B) liściach 291
8. Intensywność transpiracji drzew w 40–50-letnich drzewostanach (wg: P. J. Kramer, T. T. Kozłowski, 1960, zmodyfikowane) 292
9. Pierwiastki niezbędne dla wzrostu i rozwoju roślin 296
10. Mechanizmy transportu jonów przez błony biologiczne 300
11. Organogeny i składniki mineralne – występowanie i funkcje 309
12. Optymalne przedziały pH sprzyjające rozwojowi drzew 312
13. Procentowa zawartość substancji mineralnych i organicznych w różnych typach gleb 313
14. Przeciętne ilości (kg) pierwiastków niezbędne do wytworzenia jednej tony suchej masy roślinnej (wg T. Puchalski, Z. Prusinkiewicz, 1968, zmodyfikowane) 314
15. Roczne zużycie substancji mineralnych (kg/ha) przez drzewostany sosnowe i bukowe 314
16. Procentowe stężenia pierwiastków w suchej masie różnych organów sosny zwyczajnej 315
17. Zawartość pierwiastków ($kg \cdot ha^{-1}$) w różnych organach i tkankach sosny zwyczajnej 315

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

18. Intensywność fotosyntezy netto (P_N) roślin zielnych i drzewiastych 351
19. Intensywność oddychania tkanek w pniu *Fraxinus nigra* 371
20. Intensywność oddychania liści z górnej (słoneczne) i dolnej (cieniste) części korony drzew 372
21. Wpływ warunków świetlnych na intensywność fotosyntezy i oddychania ciemniowego liści *Fraxinus pennsylvanica*. X – świetlny punkt kompensacyjny 374

Spis ilustracji

1. Typowe formy pokrojowe roślin drzewiastych (wg Tomanek i Witkowska-Żuk, 2008, zmodyfikowane) 14
2. Schemat komórki roślinnej 17
3. Struktura ścian komórkowych 19
4. Jamki w ścianie komórkowej 21
5. Struktura błony biologicznej 23
6. Ruchy cytoplazmy 26
7. System błon wewnętrznych 26
8. Budowa aparatu Golgiego: (A) schemat budowy, (B) aparat Golgiego z liścia buka 28
9. Struktura rybosomu 31
10. Budowa mitochondrium: (A) schemat budowy, (B) mitochondrium z liścia buka 33
11. Przemiany plastydów w komórkach roślinnych 34
12. Budowa chloroplastu: (A) schemat budowy, (B) chloroplast z liścia buka 36
13. Budowa jądra komórkowego: (A) schemat budowy, (B) jądro komórkowe z liścia buka 38
14. Struktura chromatyny 39
15. Rodzaje chromosomów 40
16. Przebieg cyklu komórkowego 41
17. Główne stadia procesu mitozy i mejozy 43
18. Rozmieszczenie merystemów w roślinie (wg Hejnowicz, 1980, zmodyfikowane) 46

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

19. Budowa korzenia: (A) schemat rozmieszczenia stref wzrostu korzenia, (B) obraz stożka wzrostu korzenia brzozy 47
20. Budowa stożka wzrostu pędu: (A) schemat budowy, (B) obraz stożka wzrostu łodygi brzozy 49
21. Rodzaje miękiszu 52
22. Rodzaje tkanki wzmacniającej 53
23. Budowa aparatu szparkowego: (A) schemat budowy, (B) obraz aparatu szparkowego gruszy 55
24. Budowa epiblemy z włośnikami: (A) schemat budowy, (B) obraz epiblemy z włośnikami brzozy 56
25. Budowa (A) i przestrzenny obraz (B) perydermy z bzu czarnego 57
26. Obraz martwicy korkowej u wybranych gatunków drzew 59
27. Typy naczyń i typy perforacji (wg Hejnowicz, 1980, zmodyfikowane) 60
28. Budowa rury sitowej: (A) schemat budowy, (B) obraz rury sitowej z łodygi lipy 61
29. Układ elementów w łyku wtórnym: (A) schemat ułożenia elementów (wg Tomanek i Witkowska-Żuk, 2008, zmodyfikowane), (B) obraz łyka w łodydze lipy 62
30. Terminologia orientacji i kierunków (wg Malinowski, 1987, zmodyfikowane) 63
31. Systemy korzeniowe wybranych gatunków drzew w warunkach nieograniczonego wzrostu (wg Tomanek, 1970, zmodyfikowane) 66
32. Systemy korzeniowe drzew 67
33. Przekrój poprzeczny korzenia z mikoryzą i bez mikoryzy 70
34. Budowa pierwotna korzenia: (A) schemat obrazujący układ poszczególnych elementów, (B) obraz układu elementów w korzeniu bluszczu 72
35. Kształtowanie się wtórnej budowy korzenia (A) oraz obraz wtórnej budowy korzenia (B) u bluszczu 75
36. Formy pnia 77
37. Schemat tworzenia się korowiny (wg Tomanek i Witkowska-Żuk, 2008, zmodyfikowane) 78
38. Budowa pierwotna pędu drzewa liściastego (A) oraz obraz układu tkanek w siewce brzozy (B) 79

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

39. Budowa pierwotna pędu drzewa szpilkowego (A) oraz obraz układu tkanek w siewce sosny (B) 82
40. Proces dylatacji: (A) schemat obrazujący etapy dylatacji, (B) obraz dylatującego pierwotnego promienia rdzeniowego u lipy 83
41. Budowa wtórna pnia: (A) schemat budowy wtórnej, (B) obraz przekroju poprzecznego przez drzewo bielaste i twardzielowe 84
42. Budowa drewna wtórnego: schemat układu elementów drewna u drzew rozpierzchłonaczyniowych (A) i pierścieniowonaczyniowych (C) oraz obraz układu tych elementów w drewnie brzozy (B) i sosny (D) 86
43. Budowa kanału żywicznego: (A) schemat układu elementów (wg Tomanek i Witkowska-Żuk, 2008, zmodyfikowane), (B) obraz kanału żywicznego u sosny 87
44. Budowa promienia rdzeniowego u drzewa szpilkowego: (A) schemat obrazujący układ elementów w drewnie, (B) obraz promienia rdzeniowego u sosny 88
45. Budowa i rozmieszczenie przetchlinek: (A) schemat budowy, (B) obraz przetchlinki u derenia, (C) rozmieszczenie przetchlinek na pniu 91
46. Formy pokrojowe drzew 94
47. Różnice w budowie pąków: (A) schemat budowy morfologicznej, (B) obraz pąków u wybranych gatunków drzew 95
48. Budowa pędów bocznych: (A) schemat budowy długo- i krótkopędów, (B) obraz długopędu u głogu i krótkopędu u miłorzębu 96
49. Typy rozgałęzień pędu (1 – pęd główny, 2, 3 – pędy boczne kolejnych rzędów) 97
50. Układ liści na łodydze (filotaksja) 100
51. Rodzaje liści w rozwoju osobniczym 101
52. Liścienie i liście młodociane (wg Tomanek i Witkowska-Żuk, 2008, zmodyfikowane) 102
53. Budowa morfologiczna liścia: (A) schemat budowy liścia pojedynczego i złożonego, (B) obraz liścia pojedynczego buka i złożonego u sumaka octowca 103
54. Użyłkowanie liścia: (A) schemat układu nerwów w liściach, (B) obraz nerwacji na wybranych przykładach 104
55. Liście o blaszce podzielonej: (A) schemat obrazujący głębokość wcięć, (B) obraz głębokości wcięć na wybranych przykładach 105

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

56. Układ listków w liściu złożonym: (A) schemat obrazujący układ listków na osadce, (B) obraz układu listków na wybranych przykładach 106
57. Budowa blaszki liściowej liścia pojedynczego 107
58. Budowa anatomiczna liścia drzewa szpilkowego: (A) schemat układu elementów, (B) obraz układu elementów w igle sosny 109
59. Budowa anatomiczna liścia drzewa liściastego: (A) schemat układu elementów, (B) obraz układu elementów w liściu buka 110
60. Budowa morfologiczna kwiatu obupłciowego ze zróżnicowanym okwiatem: (A) schemat układu poszczególnych elementów, (B) obraz układu elementów w kwiecie petunii 112
61. Symetria kwiatów: (A) schemat obrazujący rodzaje symetrii, (B) obraz symetrii kwiatów na wybranych przykładach 112
62. Budowa morfologiczna i anatomiczna pręcika 114
63. Ustawienie słupka w kwiecie 115
64. Typy kwiatostanów 116
65. Budowa owocu 118
66. Typy owoców 118
67. Pędy odroślowe z pniaka (A) i korzeni (B) 122
68. Powstawanie i budowa gametofitu męskiego drzewa szpilkowego 123
69. Powstawanie i budowa gametofitu żeńskiego drzewa szpilkowego 124
70. Rodzaje zalążków 126
71. Powstawanie i budowa gametofitu żeńskiego drzewa liściastego 126
72. Powstawanie i budowa gametofitu męskiego drzewa liściastego 128
73. Rozwój zarodka 129
74. Tkanki spichrzowe nasion 129
75. Cykl rozwojowy drzew szpilkowych (→ gametofit, → sporofit) 130
76. Cykl rozwojowy drzew liściastych (→ gametofit, → sporofit) 131
77. Przepływ informacji genetycznej w komórce 136
78. Struktura genu w komórce eukariotycznej 138
79. Transkrypcja w komórce eukariotycznej 139
80. Produkty metabolizmu podstawowego 147
81. Główne metabolity roślinne i ich pochodne 148
82. Metabolizm wtórny 150
83. Wykorzystanie energii słonecznej w metabolizmie roślin 152

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

84. Biogeneza hormonów roślinnych 156
85. Auksyny naturalne i syntetyczne 156
86. Budowa chemiczna giberelin 158
87. Wzory strukturalne cytokinin 159
88. Wzór strukturalny kwasu abscysynowego (ABA) 159
89. Biosynteza etylenu 160
90. Struktura kwasu jasmonowego (JA) 161
91. Wzór strukturalny brasinolidu (brasinosteroidy) 162
92. Procesy wpływające na stężenie hormonu roślinnego 163
93. Koniugaty auksyn i giberelin 164
94. Mechanizm działania auksyny we wzroście komórki 166
95. Mechanizm hormonalnej regulacji ekspresji genów 167
96. Wpływ światła na rośliny 169
97. Widma absorpcji fitochromu P_r i P_{fr} 171
98. Izomeracja grupy chromoforowej fitochromu 172
99. Połączenie chromoforu z białkiem fitochromowym 172
100. Współdziałanie fotoreceptorów w kontroli procesów fotomorfogenezy 176
101. Ilość promieniowania słonecznego docierającego do powierzchni Ziemi i zatrzymanego przez atmosferę 178
102. Skrobia statolitowa w komórkach czapeczki korzeniowej 179
103. Wpływ bodźców środowiskowych i wewnętrznych na funkcjonowanie rośliny 181
104. Jednoskładnikowy system transdukcji sygnałów 182
105. Dwuskładnikowy system transdukcji sygnałów 182
106. Trójskładnikowy system transdukcji sygnałów 183
107. Sieć informacyjna przekazywania sygnałów u roślin 185
108. Charakterystyka rytmu dobowego: F – faza rytmu, FP – punkty fazy, A – amplituda, O – okres rytmu 187
109. Funkcjonowanie zegara biologicznego u *Arabidopsis thaliana*. Opis w tekście 188
110. Kinetyka procesów wzrostowych 191
111. Cykl życiowy komórki merystematycznej 191
112. Embriogeneza u roślin dwuliściennych 196
113. Główne szlaki rozwojowe w roślinie wieloletniej 199

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

114. Fazy rozwoju ontogenetycznego roślin nasiennych 201
115. Fazy kiełkowania 203
116. Kambium w łodydze sosny 206
117. Warstwowa (A) i strefowa (B) organizacja merystemu wierzchołkowego pędu 208
118. Geny kontrolujące funkcjonowanie merystemu wierzchołkowego pędu. CZ – strefa centralna, PZ – strefa peryferyczna, SC – centrum spoczynkowe, P – zawiązki organów 209
119. Sposoby rozmnażania wegetatywnego 215
120. Fazy kwitnienia roślin 219
121. Kaskadowa aktywacja genów kontrolujących kwitnienie. Skróty nazw genów: *FLC – FLOWERING LOCUS C, FRI – FRIGIDA, LD – LUMINIDEPENDENS, CO – CONSTANS, LFY – LEAFY, FT – FLOWERING LOCUS T, SOC1 – SUPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO1, AP1,2,3 – APETALA 1,2,3, AG – AGAMOUS, SEP – SEPALLATA, PI – PISTILLATA, GI – GIGANTEA* 221
122. Szlaki metaboliczne kontrolujące kwitnienie (zaznaczono wpływ genów na aktywność innych: strzałki – stymulacja, tępo zakończone odcinki – hamowanie). Skróty nazw genów jak na rys. 121 222
123. Genetyczna i hormonalna kontrola wernalizacji. *FLC* – gen, którego produkt białkowy (FLC) jest represorem kwitnienia. Nazwy genów: *VRN1,2 – VERNALIZATION 1,2, VIN3 – VERNALIZATION INSENSITIVE 3, FLC – FLOWERING LOCUS C* 223
124. Powstanie i transport induktora (sygnału) kwitnienia (białko FT) z liścia do wierzchołka wzrostu pędu. Skróty nazw genów jak na rys. 121 224
125. Ewokacja i dyferencjacja kwiatu w wierzchołku wzrostu pędu 226
126. Geny zaangażowane w morfogenezę poszczególnych elementów kwiatu. Nazwy genów w tekście 227
127. Wpływ poziomu ekspresji genów *miR56* i *miR172* oraz genów docelowych *SPL9* i *TOE1* na determinację fazy rozwoju drzew (schemat) 230
128. Wpływ poziomu ekspresji genów *miR56* i *miR172* oraz genów docelowych *SPL9* i *TOE1* na determinację fazy rozwoju drzew oraz zależności ilościowe między czynnikami stymulującymi (induktory) i hamującymi (inhibitory) kwitnienie 231

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

129. Mechanizmy kwitnienia roślin drzewiastych ... 235
130. Sporogeneza, zapłodnienie, powstanie nasienia i owocu (schemat) ... 240
131. Schemat zależności między intensywnością wzrostu pąków drzew (linia ciągła) a głębokością spoczynku (linia przerywana) ... 246
132. Mechanizm hormonalnej regulacji spoczynku ... 248
133. Mechanizm starzenia się liścia ... 251
134. Przyczyny starzenia się i śmierci roślin ... 252
135. Fototropizm siewki rośliny dwuliściennej ... 255
136. Widmo absorpcyjne fototropiny ... 255
137. Przemieszczanie się auksyn w koleoptylu traw pod wpływem kierunkowego działania światła ... 257
138. Zjawisko geotropizmu ... 257
139. Zjawiska prowadzące do sejsmonastii organów rośliny ... 258
140. Komórka roślinna (B) jako układ osmotyczny w porównaniu z osmometrem (A) ... 265
141. Siła ssąca (S), ciśnienie turgorowe (T) i potencjał osmotyczny (P) ... 267
142. Kierunek przepływu wody (→) między komórkami różniącymi się wielkością potencjału wody ... 268
143. Plazmoliza komórki: (A) komórka przed plazmolizą (w stanie turgoru), (B) komórka splazmolizowana, (C) komórka martwa ... 269
144. Kierunek ruchu wody (→) w komórkach znajdujących się w roztworach zewnętrznych o różnych stężeniach ... 269
145. Transpiracja pary wodnej z liścia ... 272
146. Aparat szparkowy otwarty (A) i zamknięty (B) ... 272
147. Mechanizm otwierania się i zamykania szparki ... 273
148. Dobowe zmiany intensywności transpiracji na tle zmian oświetlenia i temperatury ... 275
149. Potencjały wody w glebie, roślinie i atmosferze – masowy przepływ wody przez roślinę (→ migracja wody) ... 277
150. Przemieszczanie się wody w korzeniu: (A) apoplastem, (B) symplastem, (C) wakuolami ... 279
151. Schemat budowy systemów korzeniowych: (A) sercowaty, (B) palowy, (C) poziomy ... 285
152. Strefy korzenia ... 286

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

153. Budowa kanału wapniowego w błonie (wg: Tretyn, 1994, zmodyfikowane) ... 300
154. Pompa protonowa (wg: Szweykowska, 1997, zmodyfikowane) ... 301
155. Pierwotny i wtórny transport aktywny jonów i metabolitów (wg Szweykowska, 1997, zmodyfikowane) ... 303
156. Transport jonów i substancji do wnętrza (endocytoza) i na zewnątrz (egzocytoza) komórki ... 303
157. Apoplastyczna i symplastyczna migracja składników mineralnych w korzeniu ... 305
158. Transport składników mineralnych w roślinie ... 306
159. Ogólny schemat fotosyntezy ... 320
160. Miękisz asymilacyjny w liściu rośliny dwuliściennej ... 321
161. Budowa igły sosny (wg: Broda 2002, zmodyfikowane) ... 322
162. Budowa (A) i przestrzenny obraz (B) chloroplastu ... 323
163. Wzory strukturalne barwników fotosyntetycznych: (A) chlorofil a – x=CH_3 chlorofil b – x=CHO, (B) betakaroten, (C) fikobilina ... 325
164. Widmo promieniowania fotosyntetycznie czynnego (PhAR). ... 326
165. Schemat fotoukładu PSI ... 328
166. Schemat niecyklicznego fotosyntetycznego przepływu elektronów. P_{680} i P_{700} – formy chlorofilu (a) w centrach reakcji PSII i PSI. X – stan wzbudzony ... 329
167. Mechanizm fosforylacji fotosyntetycznej ... 330
168. Schemat cyklicznego fotosyntetycznego przepływu elektronów. P_{700} – forma chlorofilu (a) w centrum reakcji PSI. X – stan wzbudzony ... 332
169. Uproszczony przebieg cyklu Calvina-Bensona. Faza ciemna fotosyntezy u roślin typu C-3 ... 333
170. Główne etapy cyklu Calvina-Bensona ... 334
171. Budowa anatomiczna blaszki liściowej rośliny typu C-4 ... 336
172. Faza ciemna fotosyntezy u roślin typu C-4. Szlak Hatcha, Slacka i Kortchaka ... 337
173. Faza ciemna fotosyntezy u roślin CAM ... 339
174. Przebieg fotooddychania ... 340
175. Mechanizm załadunku floemu produktem fotosyntezy (sacharozą) ... 343

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

176. Transport sacharozy w floemie....343
177. Rozkład spektralny światła słonecznego docierającego do wierzchołków drzew oraz przefiltrowanego przez liście okapu (wg: Taiz i Zeiger, 1998, zmodyfikowane)....347
178. Intensywność fotosyntezy w koronach drzewostanu świerkowego (*Picea sitchensis*) (wg: Taiz i Zeiger, 1998, zmodyfikowane) 347
179. Intensywność fotosyntezy drzew przy różnej zawartości CO_2 w atmosferze 349
180. Dobowy przebieg fotosyntezy drzew liściastych i drzew szpilkowych....350
181. Sezonowe zmiany intensywności fotosyntezy drzew liściastych i drzew szpilkowych 351
182. Procesy wpływające na zawartość dwutlenku węgla w atmosferze 354
183. Glikoliza 358
184. Cykl Krebsa....359
185. Mitochondrialny łańcuch transportu elektronów: (A) błony mitochondrium, (B) potencjał elektrochemiczny przenośników elektronów UQ – ubichinon, Cyt. – cytochrom c 361
186. Szlak pentozofosforanowy 363
187. Szlak jabłczanowy....364
188. Cykl glioksalanowy 366
189. Oddychanie beztlenowe 368
190. Oddziaływanie allelopatyczne między różnymi organizmami....396
191. Dostosowanie się roślin do życia w różnych warunkach środowiska 399
192. Czynniki stresowe....401
193. Strategie odporności roślin na stres 403
194. Przebieg reakcji stresowych 405

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Spis nazw gatunków roślin drzewiastych

B

banan (*Musa sp.* L.)
berberys (*Berberis sp.* L.)
bez czarny (*Sambucus nigra* L.)
bluszcz pospolity (*Hedera helix* L.)
borówka (*Vaccinium sp.* L.)
brzoza omszona (*Betula pubescens* Ehrh.)
brzoza brodawkowata (*Betula pendula* Roth)
buk pospolity (*Fagus sylvatica* L.)

C

cedr (*Cedrus* sp. Belon ex Trew)
chmiel zwyczajny (*Humulus lupulus*)
choina kanadyjska (*Tsuga canadensis* L.)
cis pospolity (*Taxus baccata* L.)
cyprys (*Cupressus sp.* L.)
cypryśnik błotny (*Taxodium distichum*)
czeremcha amerykańska (*Prunus serotina*)
czeremcha zwyczajna (*Padus avium* Mill.)

D

daglezja, jedlica (*Pseudotsuga sp.* Carriere)
dąb szypułkowy (*Quercus robur* L.)
dąb bezszypułkowy (*Quercus petraea* L.)
dereń biały (*Cornus alba* L.)
dereń jadalny, dereń właściwy (*Cornus mas* L.)

F

figowiec pospolity (*Ficus carica* L.)
forsycja (*Forsythia sp.* L.)

G

glediczja trójcierniowa, iglicznia (*Gleditsia triacanthos* L.)
głóg (*Crataegus sp.* L.)
grab pospolity, g. zwyczajny (*Carpinus betulus* L.)
grusza (*Pyrus sp.* L.)

J

jabłoń (*Malus sp.* Mill.)
jałowiec pospolity (*Juniperus communis* L.)
janowiec (*Genista sp.* L.)
jarząb pospolity, jarząb zwyczajny, jarzębina (*Sorbus aucuparia* L.)
jarząb szwedzki (*Sorbus intermedia* L.)
jemioła biała (*Viscum album* L.)
jesion wyniosły (*Fraxinus excelsior* L.)
jesion amerykański (*Fraxinus americana* L.)

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

jesion mannowy (*Fraxinus ornus* L.)
jodła pospolita, jodła biała (*Abies alba* Mill.)

K

kalina hordowina (*Viburnum lantana*)
kalina koralowa (*Viburnum opulus* L.)
karagana syberyjska (*Caragana arborescens* Lam.)
kasztan jadalny (*Castanea sativa* Mill.)
kasztanowiec zwyczajny, kasztanowiec biały (*Aesculus hippocastanum* L.)
klon jawor (*Acer pseudoplatanus* L.)
klon jesionolistny (*Acer negundo* L.)
klon zwyczajny, klon pospolity (*Acer platanoides* L.)
kłęk kanadyjski (*Gymnocladus dioica* L.)
kruszyna pospolita (*Frangula alnus* Mill.)

L

lepiężnik (*Petasites sp.* Mill.)
lepnica biała, bniec biały (*Melandrium album* Mill.)
leszczyna (*Corylus sp.* L.)
ligustr pospolity (*Ligustrum vulgare* L.)
lilak pospolity (*Syringa vulgaris* L.)
lipa drobnolistna (*Tilia cordata* Mill.)

M

magnolia (*Magnolia sp.* L.)
modrzew europejski (*Larix decidua* Mill.)
morwa biała (*Morus alba* L.)

O

ognik szkarłatny (*Pyracantha coccinea* M. Roem)
oliwnik wąskolistny (*Elaeagnus angustifolia* L.)
olsza czarna (*Alnus glutinosa* Gaertn.)
olsza szara (*Alnus incana* L.)
orzech włoski (*Juglans regia* L.)

P

perukowiec (*Cotinus sp.* Mill.)
pigwowiec (*Chaenomeles sp.* Lindl.)
platan (*Platanus sp.* L.)
porzeczka (*Ribes* L.)
powojnik (*Clematis sp.* L.)

R

robinia akacjowa, grochodrzew biały (*Robinia pseudoacacia* L.)
rokitnik (*Hippophaë sp.* L.)
róża (*Rosa sp.* L.)
różanecznik, azalia, rododendron (*Rhododendron sp.* L.)

S

sekwoja wiecznie zielona (*Sequoia sempervirens* Endl.)
sosna limba (*Pinus cembra* L.)
sosna oścista, sosna kolczasta (*Pinus aristata* Engelm.)
sosna zwyczajna (*Pinus silvestris* L.)
sumak octowiec (*Rhus typhina* L.)
surmia wielkokwiatowa (*Catalpa sp.* Scop.)
szakłak pospolity (*Rhamnus cathartica* L.)
szczaw zwyczajny (*Rumem acetosa* L.)
śnieguliczka biała (*Symphoricarpos albus* L.)
świerk pospolity (*Picea abies* L.)

T

tawuła (*Spiraea sp.* L.)
topola czarna (*Populus nigra* L.)

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

topola osika, osika, topola drżąca (*Populus tremula* L.)
topola włoska (*Populus nigra* L.)
trzmielina europejska, t. zwyczajna (*Euonymus europaeus* L.)

W

wiąz polny, w. pospolity (*Ulmus minor* Mill.)
wiąz szypułkowy, limak (*Ulmus laevis* L.)
wiciokrzew pomorski (*Lonicera periclymenum* L.)
wierzba krucha *(Salix fragilis* L.*)*
wierzba purpurowa (*Salix purpura* L.)
winobluszcz amerykański (*Parthenocissus inserta* L.)
winorośl (*Vitis sp.* L.*)*
wrzos zwyczajny, wrzos pospolity (*Calluna vulgaris* L.)
wrzosiec (*Erica sp*. L.)

Z

złotokap alpejski, złotodeszcz (*Laburnum sp*. Fabr.)
żarnowiec miotlasty (*Cytisus scoparius*, syn. *Sarothamnus scoparius*)
żurawina (*Oxycoccus sp.* L.)
żywotnik, tuja (*Thuja sp.* L.)

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338

Plik zabezpieczony watermarkiem jawnym i niejawnym: 6634293A36303338